SHOUT
SHARE
IT

THE LIBRARY SMITHSONIAN INSTITUTION

THE LIBRARY
SMITHSONIAN
INSTITUTION
FOR THE INCREASE AND DIFFUSION OF KNOWLEDGE AMONG MEN
SMITHSONIAN INSTITUTION
WASHINGTON 1846

19 / 590. 618 N. Mo.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg
Professor a. d. Universität zu Göttingen.

Sechsundsechzigster Band

Mit 40 Tafeln und 35 zum Theile zweifarbigen Figuren im Text.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1899.

Inhalt des sechsundsechzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 6. Juni 1899.

Seite

Beiträge zur Histologie der männlichen Geschlechtsorgane von Hirudo und Aulastomum, nebst einigen Bemerkungen zur Epithelfrage bei den Plattwürmern. Von A. Schuberg. (Mit Taf. I.) 1

The Anatomy of the Female Genital Tract of the Pupipara as observed in Melophagus ovinus. By H. S. Pratt. (With Plates II—III and 1 Fig. in Text.) 16

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien. Von H. Männer. (Mit Taf. IV—VII.) 43

Anatomische Beiträge zur Frage von der Sekretion und Resorption in der Darmschleimhaut. Von W. Möller. (Mit Taf. VIII und IX.) . . . 69

Über eigenthümliche epitheliale Gebilde (Leuchtorgane) bei Spinax niger. Von L. Johann. (Mit Taf. X—XI und 1 Fig. im Text.) 136

Zweites Heft.

Ausgegeben den 21. Juli 1899.

Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoïden. Von P. Obst. (Mit Taf. XII—XIII und 5 Fig. im Text.) 161

Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen, insbesondere ihrer Verbindung. Von J. Schaffer. (Mit Taf. XIV und XV.) 214

Über zwei Zoantheen. Von A. R. v. Heider. (Mit Taf. XVI und XVII.) 269

Beiträge zur Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren. Von E. Zander. (Mit Taf. XVIII und XIX.) 289

Drittes Heft.

Ausgegeben den 22. September 1899.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten. Von R. W. Hoffmann. (Mit Tafel XX—XXI und 5 Fig. im Text.) 335

Zur Frage über den Bau der Herbst'schen Körperchen und die Methylenblaufixirung nach Bethe. Von A. S. Dogiel. (Mit Taf. XXII und XXIII.) 358

Seite
Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. Von B. Sukatschoff. (Mit Taf. XXIV—XXVI und 1 Fig. im Text.) . 377
Über die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten. Von A. Goette. (Mit Taf. XXVII—XXIX und 3 Fig. im Text.) 407
Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane. Von R. S. Bergh. (Mit Taf. XXX.) 435
Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Von E. Schwartze. (Mit Taf. XXXI—XXXIV.) 450

Viertes Heft.

Ausgegeben am 20. Oktober 1899.

Über Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden. Von G. Schneider. (Mit Taf. XXXV.) 497
Über die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien. Von P. Bachmetjew. (Mit 5 Fig. im Text.) 521
Aus dem Gebiete der Regeneration. Von E. Schultz. (Mit Taf. XXXVI und XXXVII.) 605
Zur Embryologie von Salpa maxima africana. Von A. Korotneff. (Mit Taf. XXXVIII— XL.) 625
Über die kleinen Rindenzellen des Kleinhirns. Von B. Eide. (Mit 14 Fig. im Text.) 637

Beiträge zur Histologie der männlichen Geschlechtsorgane von Hirudo und Aulastomum, nebst einigen Bemerkungen zur Epithelfrage bei den Plattwürmern.

Von

Prof. **A. Schuberg**
(Heidelberg).

Mit Tafel I.

Die meisten Organsysteme der Hirudineen sind in neuerer Zeit eingehenderer histologischer Untersuchung unterzogen worden; insbesondere haben die eigenthümlichen und verwickelten Verhältnisse des Exkretionsapparates eine ziemlich ausgiebige, wenn auch nicht abschließende Bearbeitung erfahren. Den Geschlechtsorganen dagegen wurde verhältnismäßig wenig Aufmerksamkeit gewidmet. Es mag desshalb nicht überflüssig sein, wenn ich in Nachstehendem zur Kenntnis des Baues der Hoden und der Samenleiter einige Beiträge zu liefern versuche. Dieselben sind zwar etwas fragmentarisch; gleichwohl glaubte ich nicht auf deren Veröffentlichung verzichten zu sollen, da die Verhältnisse des Hodenepithels nicht nur ein allgemeineres histologisches Interesse darbieten dürften, sondern vielleicht auch für die in neuerer Zeit ihrer Lösung entgegengeführte Frage nach dem Körperepithel der Plattwürmer von einigem Werth sein könnten.

Meine Untersuchungen erstrecken sich nur auf die Gattungen *Hirudo* und *Aulastomum*, die ja in der Anordnung der Geschlechtsorgane im Wesentlichen übereinstimmende Verhältnisse aufweisen. Auf die gröbere Anatomie kann ich mir wohl versagen, näher einzugehen, da ich dieselbe als bekannt voraussetzen darf und nichts Neues darüber zu berichten habe.

Was am Bau der Hodenbläschen noch nirgends eine ausreichende Darstellung gefunden hat, und was ich hier vor Allem nachzuholen versuche, das ist deren innere Auskleidung, ihre Epithelverhältnisse. Bis jetzt liegen hierüber die folgenden Angaben vor.

Was zunächst *Hirudo* und *Aulastomum* betrifft, so schreibt LEYDIG in seiner »Histologie« (**57**, p. 529): »Die der Tunica propria des Hodens nach innen anliegenden Zellen wimpern nur bei wenigen Thieren, bei den eigentlichen Hirudineen (*Hirudo*, *Haemopis*) z. B., wo die zarten Cilien sehr lebhaft schwingen.« LEUCKART schildert die Histologie der Hoden in der 1. Auflage seines Parasitenwerkes (**63**, p. 674) folgendermaßen[1]: »Histologisch unterscheidet man am Hoden und Samenleiter eine strukturlose Tunica propria, der eine kernhaltige Bindegewebslage aufliegt.« »Ob die Hodenbläschen ein eigentliches Epithelium besitzen, ist zweifelhaft. . . .« Dagegen spricht REMY SAINT-LOUP von einem vollständigen Epithel (**84**, p. 100): »En examinant la paroi interne d'une capsule testiculaire de Sangsue ou de Néphélis, on remarque qu'elle est tapissée d'un épithélium dont les éléments ont la forme de polygones irréguliers adjacents. A chacun de ces polygones correspond une cellule en contact immédiat avec lui et dans laquelle la coloration par le picrocarmin fait apparaître un noyau jaune très réfringent environné d'une masse granuleuse qui se colore vivement en rouge carminé. Une calotte plus extérieure, de protoplasma transparent, limite extérieurement cette cellule et prend une teinte rosée.« In der Erklärung der Figur, welche zur Illustration dieser Verhältnisse dient, ist nicht angegeben, von welchem Objekte sie stammt. Wie wir weiter unten sehen werden, trifft die Darstellung SAINT-LOUP's für *Hirudo* und *Aulastomum* jedenfalls nicht zu. CHWOROSTANSKY (**86**), welcher SAINT-LOUP sonst in manchen Punkten berichtigt, geht auf den feineren Bau der Hodenbläschen nicht ein. VOGT und YUNG (**88**, p. 337) schließlich schildern die Hoden von *Hirudo* als »kleine feste und starke Kugeln«, deren jede »von einer strukturlosen Eigenhaut umgeben wird«.

Zu diesen Angaben, die sich im Wesentlichen nur auf *Hirudo* beziehen, kommen noch einige über andere Hirudineen, und zwar meistens Rhynchobdelliden. Von *Piscicola* schreibt LEYDIG (**49**, p. 120): »Die Hodenfollikel (Fig. 45) lassen zu äußerst eine zarte bindegewebige Hülle (*a*) mit eingestreuten Kernen (*b*) erkennen. Auf sie folgt die Tunica propria (*c*) des Hodenbläschens, stärker kontourirt und nach innen mit einem schwer zu erkennenden, äußerst blassen Epithel (*e*) bekleidet.« Es ist bemerkenswerth, dass in der zugehörigen Figur das Epithel nur in der unmittelbaren Nähe des Ausführungsganges eingezeichnet ist. In einer wenig späteren Arbeit bemerkt LEYDIG (**51**, p. 318) über die »Hodenblasen« von *Branchellion torpedinis*: »im Innern flimmern sie (bei *Piscicola* ist dieses nicht der Fall) und treiben damit ihren Inhalt rotirend herum«. Von den Hodenbläschen der *Pontobdella* berichtet VAILLANT (**70**, p. 53): »Chacun d'eux se compose d'une enveloppe transparente, épaisse de 0,015 mm, amorphe, dans laquelle l'action de l'acide acétique fait apparaître des noyaux ovoides de 0,031 mm de long sur 0,014 mm de large.« Dagegen beschreibt OKA die Hoden der japanischen Gattung *Orobdella* folgendermaßen (**95**, p. 297): »Each capsule in lined by flat cells all around, except at one point, where the testis communicates with the vas deferens. Here, the cells forming the wall of the capsules becomes higher and columnar and form a sort of ciliated funnel with the narrower end opening into the vas deferens.«

---

[1] In der 2. Auflage sind die histologischen Verhältnisse der männlichen Geschlechtsorgane noch nicht geschildert; die Darstellung bricht in der letzterschienenen Lieferung (5) bei der gröberen Anatomie ab.

Wie diese Aufzählung zeigt, stimmen die Beschreibungen der Hodenwand von *Hirudo* und *Aulastomum* weder unter einander, noch mit denjenigen der Hoden anderer Hirudineen überein.

Die Entwicklung der Hoden hat Bürger bei *Nephelis*, *Hirudo* und *Aulastomum* untersucht. Die Verhältnisse der erstgenannten Form, die von denen der beiden letzteren etwas abweichen, können hier wohl unberücksichtigt bleiben. Bei *Hirudo* und *Aulastomum* (**94**, p. 453) entstehen die Hoden als plattenförmige Verdickungen des somatischen Blattes der »Seitenhöhlen«. »Aus der Zellenplatte bildet sich schnell durch Vermehrung ihrer Zellen ein ansehnlicher mehrschichtiger solider Zellenballen. Dieser wird zum Hodenbläschen, indem er sich aushöhlt (Fig. 29). Dabei werden die peripheren Zellen des Ballens zum Epithel des Hodenbläschens, die centralen frei, so dass sie in dem Bläschen flottiren. In den freien Zellen haben wir vielleicht schon Samenmutterzellen vor uns (Fig. 34—36). Es war mir nicht möglich ihr Schicksal zu verfolgen, da sie sich auch in den ältesten von mir aus den Kokons aufgezogenen jüngeren Blutegeln nicht verändert hatten. Während das Epithel des Hodenbläschens anfänglich aus kubischen Zellen mit kugeligen Kernen besteht, wird es später ein sehr niedriges Plattenepithel mit spindelförmigen Kernen von überall der gleichen Beschaffenheit.«

Sehr spärlich sind die Angaben über die Herkunft der im Hodenbläschen frei beweglichen Elemente, aus denen die Spermatozoen entstehen, der »Samenmutterzellen«.

Leydig (**49**, p. 121) giebt hierüber gar nichts an; doch macht er eine andere Bemerkung, auf die später noch zurückzukommen sein wird. Er fand nämlich bei *Piscicola* in den Hodenbläschen zweierlei Gebilde, »einmal die bekannten maulbeerförmigen Entwicklungszellen der Spermatozoen«, und dann »weniger zahlreich vorkommende Zellen, die einen bis vier Körper enthielten, die er dem Discus der maulbeerförmigen vergleichen möchte«. Nach Saint-Loup (**84**, p. 100) fallen die oben erwähnten Epithelzellen des Hodens in dessen Hohlraum, wo sie in zweierlei Weise sich entwickeln können. Die eine Art von Zellen bildet die Spermatozoen; von den anderen dagegen heißt es: »elles semblent destinées à mourir et à jouer dans les masses spermatophores le même rôle que les cellules vitellines dans les masses ovariennes«. Nach Bürger (**94**, p. 453) dagegen werden, wie schon oben erwähnt wurde, die central gelegenen Zellen des Zellhaufens, welcher die Hodenanlage darstellt, zu Samenmutterzellen. Doch äußert Bürger sich nicht darüber, ob später noch eine weitere Produktion von Samenmutterzellen erfolgt.

Meine eigenen Beobachtungen wurden theils an Flächenpräparaten, theils an Schnitten angestellt. Beide geben einander entsprechende, sich gegenseitig ergänzende Bilder.

Hirudo und *Aulastomum* verhalten sich vollkommen gleich; nur hat *Hirudo* größere Zellen, was die Untersuchung natürlich wesentlich begünstigt.

Flächenpräparate fertigte ich auf folgende Weise an. Ein durch Wegpräpariren des Darmes freigelegtes Hodenbläschen von *Hirudo* oder *Aulastomum* wurde vorsichtig aus dem Bindegewebe und den Muskelzügen[1], die es umhüllen, herausgelöst. Dann wird die Wand des Bläschens entweder durch einen Vertikalschnitt von der Dorsalseite her durchgetrennt und, so weit es eben möglich ist, flach ausgebreitet; oder aber man halbirt das Bläschen durch einen horizontalen Scherenschnitt in zwei Hälften, eine ventrale und eine dorsale, die man durch einige kleine Einschnitte an den Schnitträndern vorsichtig ausbreitet. Dass in beiden Fällen Faltungen nicht vermieden werden können, ist klar. An derartigen, frisch in physiologischer Kochsalzlösung untersuchten Präparaten, deren Deckgläschen durch nicht allzu kleine Wachsfüßchen gestützt werden müssen, kann man sich zunächst davon überzeugen, dass die alte LEYDIG'sche Angabe von der Flimmerung der Hodenwand zutrifft. Es ist merkwürdig, dass die späteren Beobachter diese Thatsache nicht nur nicht mehr erwähnten, sondern anscheinend auch selbst völlig übersahen. Nur OKA giebt an, dass bei *Orobdella* in der Umgebung der Einmündungsstelle des Vas efferens ein Flimmerepithel vorhanden sei. Anscheinend haben die meisten Untersucher das Deckgläschen ohne Stütze aufgelegt, wodurch die Wimperbewegung, die ohnehin nicht ganz leicht zu sehen ist, gehemmt wurde. Freilich zeigt sich auch alsbald, dass nicht die ganze innere Fläche des Hodenbläschens gleichmäßig bewimpert ist. Auch bei *Hirudo* und *Aulastomum* ist dies nur in der Umgebung der Öffnung des Vas efferens unter relativ größere Partien der Wand hin zu beobachten. Dies hängt mit der eigenthümlichen Beschaffenheit des Epithels zusammen.

Ein geschlossenes Epithel, bei welchem die einzelnen Zellen in geradlinigen Kanten einander berühren, ist nämlich nicht an der ganzen Oberfläche des Hodenbläschens vorhanden, sondern nur in der unmittelbaren Umgebung der Öffnung des Vas efferens (Fig. 4). Hier findet sich ein aus nahezu kubischen, nur wenig abgeflachten Zellen bestehendes Epithel, wie man sich auf Längs- und Querschnitten durch die Hoden oder die ganzen Thiere überzeugen kann (Fig. 5). Die Kerne der Epithelzellen sind sehr chromatinarm; die Cilien, welche die gegen das Lumen etwas vorgewölbte Fläche bedecken, fein und zart und etwa so lang, als die Zellen hoch sind. In einer gewissen Entfernung von der Einmündungsstelle des Vas efferens zeigt nun das Epithel eine eigenthümliche Veränderung.

---

[1] Da es mir wesentlich nur auf Schilderung der Epithelverhältnisse ankommt, gehe ich im Nachfolgenden auf eine Schilderung des Bindegewebes und der Muskulatur etc. in der Umhüllung der Hodenbläschen nicht ein.

Betrachtet man z. B. einen Längsschnitt durch ein Hodenbläschen, so findet man, dass schon an der ventralen, noch mehr aber an den seitlichen Partien des Bläschens das Epithel in einzelne Gruppen von Zellen zerfällt (Fig. 4 u. 6). Von diesen Gruppen zeigen die dem Vas efferens zunächst liegenden im Längsschnitt noch etwa fünf bis sechs Zellen und sind von einander durch flache Furchen getrennt, welche sich bis auf die bindegewebige Unterlage des Epithels einsenken. Je mehr man aber in der Betrachtung der Wand des Hodenbläschens nach der Dorsalseite zu fortschreitet, desto geringer wird die Anzahl der einzelnen Zellen, welche die Zellgruppen zusammensetzen, und desto größer werden die Zwischenräume, welche die einzelnen Gruppen von einander trennen. An den seitlichen Wandungen sieht man in der Regel nur noch zwei Zellen im Längsschnitt und in der dorsalen Partie schließlich (Fig. 4 u. 7) findet man meist nur noch einzelne, mit flacher Wölbung in das Lumen des Bläschens vorspringende Zellen, welche annähernd die gleiche Höhe zeigen, wie das zusammenhängende Epithel, aber mit breiterer Basis der bindegewebigen Unterlage aufsitzen, als es bei dessen Zellen der Fall ist, also auch größer sind, als diese. Das Protoplasma dieser isolirten Zellen ist auch etwas stärker färbbar als bei dem zusammenhängenden Epithel.

Es trifft also, nach meinen Beobachtungen, bei den erwachsenen Blutegeln nicht ganz zu, was Bürger von den Jugendstadien berichtet, dass nämlich »ein sehr niedriges Plattenepithel mit spindelförmigen Kernen von überall der gleichen Beschaffenheit« vorhanden sei; wohl aber stimmen meine Beobachtungen mit denen Oka's an *Orobdella* im Wesentlichen überein. Nur ist nach Oka der Wimperbesatz allein auf das die Ausführungsöffnung umgebende Epithel beschränkt.

Von besonderem Interesse und die Resultate der Schnittuntersuchung aufklärend sind wiederum Flächenpräparate. Hierbei ist es jedoch zweckmäßig, die flach ausgebreitete Hodenwand mit Sublimat oder einem anderen Reagens zu fixiren. Ein derartig hergestelltes, gefärbtes und in Balsam eingeschlossenes Präparat zeigt Fig. 1 bei schwacher Vergrößerung. Hier sieht man, wie in einiger Entfernung von der Öffnung des Vas efferens das zusammenhängende Epithel durch sich einlagernde Zwischenräume allmählich in einzelne Zellgruppen aufgelöst wird, welche netzförmig verbundene Stränge bilden und um so mehr aus einander rücken, je mehr sie sich von dem zusammenhängenden Epithel entfernen. Betrachtet man derartige Zellgruppen bei stärkerer Vergrößerung, und zwar am besten unmittelbar nach Sublimatfixirung in Wasser[1], so sieht man, dass die peripheren Zellen der einzelnen Gruppen mit denen benachbarter Gruppen durch oft recht lange Ausläufer verbunden sind, und dass diese Zellbrücken als ein oft vielfach anastomosirendes Netzwerk erscheinen, das sehr an die Pseudopodiennetze einer *Gromia* erinnert (Fig. 2). In den dem Vas efferens zunächst liegenden Zellgruppen stoßen die einzelnen Zellen noch in der gewöhnlichen Weise an einander, und nur die peripheren Zellen zeigen die Ausläufer, welche sich mit denen der benachbarten Gruppen verbinden (Fig. 3). Dass diese Ausläufer nichts Anderes sind, als weit ausgezogene Zellbrücken, lässt sich leicht aus solchen Stellen ersehen, wie sie Fig. 2 zeigt, wo man Übergänge von kürzeren zu längeren Zellbrücken wahrnimmt. Je mehr die einzelnen Zellen von einander getrennt werden, desto mehr nehmen sie den Habitus von sternförmigen Bindegewebszellen an, wie man sie im Gallertgewebe und im embryonalen Bindegewebe antrifft; sie entfernen sich also recht erheblich von dem gewöhnlichen epithelialen Typus. Der allmähliche Übergang des eigentlichen Epithels zu Elementen von bindegewebigem Typus indessen, die topographischen Verhältnisse und die Wimperbedeckung beweisen, dass auch die letzteren Elemente epithelialer Natur sind.

Zwischen den lang ausgezogenen Zellausläufern wird die Begrenzung des Hodenbläschens, so viel ich sehen kann, direkt durch das Bindegewebe gebildet, dessen fibrilläre, mit sternförmigen Zellen versehene Grundsubstanz sich hier zu einer Art Membran verdichtet, die etwas stärker färbbar erscheint.

Wie ein Vergleich mit der oben angeführten älteren Litteratur leicht zeigt, stimmen die Angaben von Leydig, Bürger und Oka mit meinen Beobachtungen am meisten überein, durch die sie ergänzt und gewissermaßen vereinigt werden.

Auch im Ovarium der Hirudineen, das ich indessen selbst nicht darauf hin untersucht habe, scheinen die Epithelverhältnisse ähnlich zu sein. Schon Leydig (**49**, p. 123) giebt für *Piscicola* an, dass »das auskleidende Epithel nicht kontinuirlich die Innenfläche überzieht, sondern große Lücken zwischen sich lässt«. Und Ijima beschreibt Ähnliches von *Nephelis* (**82**, p. 202), ja seine Schilderung kommt meinen Beobachtungen am Hodenepithel ziemlich nahe: »This stratum

---

[1] Auch an gut gefärbten Hämatoxylin-Präparaten mit nachfolgendem Balsameinschluss lässt sich das Obenstehende oft noch recht gut beobachten.

is composed of cells which we may regard as epithelial, although they do not present the form or arrangement characteristic of most epithelial layers. Instead of forming a continuous sheet of closely packed cells, they are so loosely arranged that wide spaces are left between them, except in the longitudinal area, borne by the rachis, where they give rise to egg-strings. Outside this germinal area the cells have an elongated spindle shape.« Anscheinend handelt es sich hier um ganz ähnliche Verhältnisse, wie im Hodenepithel von *Hirudo* und *Aulastomum*. Ob jedoch auch eine Bewimperung vorhanden ist, finde ich nirgends angegeben.

Schon oben wurde erwähnt, dass die Angaben über die Entstehung der Samenmutterzellen außerordentlich dürftig sind. Für die erwachsenen Thiere macht überhaupt nur SAINT-LOUP eine Angabe (s. o.). Danach sollen die Epithelzellen des Hodens sich loslösen und theils zu Samenmutterzellen werden, theils aber absterben und in den »masses spermatophores« die gleiche Rolle spielen, wie die Dotterzellen in den »masses ovariennes«. Der Nachweis eines Wimperbesatzes an den Epithelzellen des Hodens von *Hirudo* und *Aulastomum* scheint mir nun an sich schon dagegen zu sprechen, dass die Hodenepithelzellen zu Samenmutterzellen werden. Ich habe aber außerdem auch niemals eine Beobachtung gemacht, welche irgend welche Anhaltspunkte hierfür lieferte. Ja selbst bei kleinen Individuen von *Aulastomum* von 50 mm und 18 mm Länge fand ich im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie bei den erwachsenen Thieren; nur dass anscheinend die Zwischenräume zwischen den Epithelzellen noch etwas weniger weit waren, als bei den erwachsenen Individuen. Irgend welche Stellen, welche für eine Ablösung von Epithelzellen sprächen, habe ich auch hier nicht angetroffen. Es wäre ja immerhin denkbar, dass dieser Process nur während einer bestimmten Jahreszeit vor sich geht; da man aber auch immer verschiedene Stadien der Spermatozoenentwicklung im Hoden vorfindet, so kommt mir das nicht recht wahrscheinlich vor.

Neben den frei in der Hodenflüssigkeit suspendirten verschiedenen Entwicklungsstadien von Samenmutterzellen zu Spermatozoen findet man nun noch andere Elemente, welche, wie oben angegeben, auch schon LEYDIG (**49**, p. 121) und SAINT-LOUP (**84**, p. 100) erwähnt haben, ohne dass sie jedoch eine genauere Beschreibung derselben gegeben hätten. Es sind dies ungefähr kugelige Zellen, welche meistens mehr als einen, in der Regel zwei oder drei Kerne enthalten und ein vacuoläres Protoplasma besitzen. Mitunter trifft man diese Zellen in größeren Massen zwischen die Samenbildungszellen eingelagert (Fig. 8). Ihr Protoplasma erscheint ziemlich hyalin; die Vacuolen sind hell und zeigen nur selten einen etwas körnigen Inhalt. Nach Sublimathärtung und Färbung mit Hämatoxylin, Eosin oder Karmin bleiben sie ungefärbt; bei Konservirung mit Osmiumsäure erscheinen sie in Paraffinschnitten theilweise etwas gebräunt. Anfangs dachte ich daran, diese vacuolären Zellen seien Degenerationsstadien der Samenbildungszellen. Da man sie jedoch auch schon bei jungen, 18 mm langen Thieren — wenn auch weniger häufig — antrifft, so halte ich dies für weniger wahrscheinlich. Ich glaube vielmehr eher, dass sie als eine Art Nährmaterial für die Samenbildungszellen dienen und gleichzeitig vielleicht auch die Flüssigkeit des Hodenbläschens erzeugen.

Nach den Angaben von Bürger über die Entwicklung der Hoden entstehen diese als solide Zellmassen, die sich aushöhlen. »Dabei werden die peripheren Zellen des Ballens zum Epithel des Hodenbläschens, die centralen frei, so dass sie in dem Bläschen flottiren. In den freien Zellen haben wir vielleicht schon Samenmutterzellen vor uns« (**94**, p. 453). Ich möchte nach diesen, wie nach meinen eigenen Beobachtungen glauben, dass in späteren Stadien keine Loslösung von Epithelzellen zum Zwecke der Samenproduktion mehr erfolgt, sondern dass die aus der centralen Masse der Hodenanlage entstandenen Zellen frei in der Hodenflüssigkeit flottirend sich vermehren und dass deren Abkömmlinge theils Spermatozoen produciren, theils aber auch sich vacuolär umbilden und vielleicht als Nährmaterial oder als die Ernährung der anderen aktiv vermittelnde Elemente funktioniren.

Es ist von Interesse, darauf hinzuweisen, dass im Ovarium der Hirudineen ähnliche Verhältnisse vorhanden zu sein scheinen. Seit lange kennt man die sog. »Keimstränge« oder »Eifäden«, »welche locker und in einander geschlungen« im Ovarialsacke liegen. Nach Ijima (**82**, p. 203) entstehen diese Stränge (»egg-strings«) im Zusammenhang mit dem »germogen«; ich halte es indessen für nicht ausgeschlossen, dass das »germogen« nur die Stelle darstellt, wo das Epithel zusammenhängend ist (s. o.), ähnlich der um den Ausführgang herum sich erstreckenden Fläche zusammenhängenden Epithels im Hoden. Die weiteren Angaben Ijima's wie diejenigen von Saint-Loup sind nicht absolut beweisend. Leydig, welcher die Ovarien der Hirudineen wohl zuletzt genauer untersucht hat, giebt jedenfalls für *Aulastomum*, *Clepsine* und *Nephelis* ausdrücklich an, dass die Keimstränge nicht angewachsen sind, sondern frei im Ovarium liegen

(**88**, p. 293 ff.). Und auch LUDWIG hatte schon früher betont, »dass die äußere Hülle des Eierstocks keinen Antheil an der Eibildung nehme« (**74**, p. 61).

Auch »degenerirende« Zellen, die für die Ernährung der Eizellen verwendet werden könnten, wurden mehrfach aus dem Ovarium beschrieben, so z. B. von LEYDIG (**49**, p. 125) und O. HERTWIG (**77**, p. 14). Vielleicht sind auch die »rundlicheckigen Körper mit vacuolärem Innern« hierher zu rechnen, die LEYDIG (**88**, p. 295) im Uterus von *Aulastomum* antraf.

Da schließlich die Entwicklung der Ovarien nach BÜRGER (**94**, p. 453) ähnlich verläuft, wie die der Hoden, indem nämlich in einer soliden Zellenmasse eine Sonderung in eine »periphere Zellschicht« und eine, von dieser durch einen Spalt geschiedene centrale Zellenmasse eintritt, so dürften auch in dieser Hinsicht Ovarien und Hoden sich ähnlich verhalten.

Es scheint also, dass sowohl Samenmutterzellen wie Eier in den ausgebildeten Geschlechtsorganen nicht mehr von deren Wandung aus neu producirt werden.

Das Vas deferens von *Hirudo* und *Aulastomum* hat merkwürdigerweise bis jetzt noch nirgends eine zutreffende Darstellung erfahren, obwohl die gröberen Verhältnisse sehr leicht festzustellen sind. LEUCKART schreibt hierüber (**94**, p. 736): »Das Vas deferens ist mit unbewaffnetem Auge unschwer zu erkennen, hat also eine ziemlich ansehnliche Dicke, verdankt diese aber vornehmlich dem Umstande, dass es zahlreiche dicht auf einander folgende kurze Windungen macht. Und nicht bloß die Samenleiter, auch die Vasa efferentia zeigen solche Windungen, letztere sogar noch zahlreicher, so dass gelegentlich dadurch der Anschein eines förmlichen Nebenhodens entsteht.« Die anderen Autoren machen überhaupt keine Angaben über das Vas deferens.

Bringt man ein herauspräparirtes Stückchen eines Vas deferens unter das Mikroskop — am besten nach vorheriger Färbung und Einschluss in Kanadabalsam —, so überzeugt man sich leicht, dass die LEUCKART'sche Darstellung nicht zutrifft. Was LEUCKART als kurze Windungen beschreibt, sind nichts Anderes als drüsige Aussackungen, welche einem ungefähr cylindrischen centralen Kanale so dicht angelagert sind, dass dieser kaum wahrzunehmen ist (Fig. 9). Ganz die gleiche Beschaffenheit zeigen die kurzen Vasa efferentia, durch welche die Hodenbläschen ihren Inhalt in die beiden, an den

Seiten des Körpers nach vorn verlaufenden Vasa deferentia entleeren, wenigstens in ihrem größeren Haupttheile. Nur sind die drüsigen Aussackungen der Vasa efferentia noch dichter stehend und umfangreicher (Fig. 1); dem entsprechend gab auch LEUCKART an, dass die Vasa efferentia zahlreichere »Windungen« besäßen, als die Vasa deferentia. Anders jedoch gebaut ist der kurze Anfangstheil der Vasa efferentia, der sich unmittelbar am Hodenbläschen befindet. Hier fehlen die drüsigen Aussackungen vollständig (Fig. 1 u. 5 *v.e*), so dass dieser Theil aus einem kurzen cylindrischen Rohr besteht, dessen kubisches, mit Cilien bedecktes Epithel unmittelbar in das kubische Epithel des Hodenbläschens übergeht. Der distale Abschnitt der Vasa efferentia und die Vasa deferentia lassen im Querschnitt den oben erwähnten centralen, etwa cylindrischen Kanal erkennen, welchem die Drüsendivertikel ansitzen (Fig. 10). Während das Epithel des centralen Kanals im Allgemeinen ziemlich platt ist, zeigt seine ventrale Wandung eine rinnenförmige, von einem regelmäßig kubischen Epithel ausgekleidete Vertiefung; diese Rinne ist außerdem durch den Besitz von Wimpern ausgezeichnet (*wr*). Die drüsigen Divertikel besitzen einen ähnlichen Bau wie etwa die Talgdrüsen der Wirbelthiere, indem sie aus dicht zusammengedrängten Zellen bestehen, welche sich gegen den centralen Kanal zu von einander loslösen, um dann in dessen Lumen abgestoßen zu werden[1]. In ihrem Protoplasma scheiden sie dabei kugelige Sekrete ab, welche sich mit Hämatoxylin, Eosin, Orange etc. sehr stark färben. BOURNE (**84**, p. 473) giebt an, dass bei *Hirudo* das enge Vas deferens von einem Sinus umgeben sei, »packed with cells which possess rather a degenerate appearance but are very similar to the amoeboid cells found in the periovarian sinus«. Diese »amöboiden Zellen« sind indessen natürlich nichts Anderes als die Zellen der Drüsendivertikel. Ein Blutsinus ist um das Vas deferens nicht vorhanden; dasselbe wird vielmehr von einem Netze engerer Blut- und Botryoidalgefäße begleitet (Fig. 10 *bg*).

Derartige Fälle, wo epitheliale Elemente einen bindegewebigen Habitus zeigen, sind mehrfach und schon längere Zeit bekannt; ich erinnere z. B. an das Gewebe der Schmelzpulpa. In diesem Falle handelt es sich jedoch um eine Umbildung der tieferen Schichten eines geschichteten Epithels, welche durch Verlängerung der Intercellularbrücken einen bindegewebigen Charakter annehmen. Bei dem Hodenepithel von *Hirudo* und *Aulastomum* dagegen zeigen die Elemente eines einschichtigen Epithels eine kontinuirliche Reihe von echten Epithelzellen bis zu solchen, welche fast völlig den Zellen des gallertigen Bindegewebes gleichen.

---

[1] Bei *Aulastomum* von 18 mm Länge sind die Drüsendivertikel noch nicht entwickelt; doch beginnt die Umbildung der Zellen bereits sichtbar zu werden, so dass die ventrale Rinne sich schon ziemlich deutlich abhebt.

Diese Umbildung der Epithelzellen dürfte zunächst in allgemeiner Hinsicht von Interesse sein; denn sie bestätigt die auch sonst öfter beobachtete Thatsache, dass verschiedene Gewebe ihrer Erscheinungsform nach in einander übergehen und nur die Entwicklung einen Schluss darüber zulässt, mit welchem Gewebe man es wirklich zu thun hat. Dass in dem vorliegenden Falle das ganze Epithel einen einheitlichen Ursprung besitzt, ist nicht nur von vorn herein wahrscheinlich, sondern auch durch die Untersuchungen BÜRGER's direkt nachgewiesen.

Weiterhin aber dürften die Epithelverhältnisse des Hirudineenhodens auch für die Beurtheilung der kürzlich zwischen BLOCHMANN und BOTT geführten Diskussion nicht ohne Werth sein.

BOTT hatte die Anschauung BLOCHMANN's (**96**), wonach die früher sogenannten »Subcuticularzellen« der Plattwürmer Epithelzellen darstellten, für die Blasenwand der Cysticerken bestritten. Er sagt (**97**, p. 121): »Zum Begriff: „Epithel“ gehört eben doch, worauf BLOCHMANN in seinem Aufsatze merkwürdigerweise gar keine Rücksicht nimmt, eine bestimmte Zellenanordnung, und wenn man hierin auch eine große Freiheit zugestehen will, so wird man weit zerstreuten, verästelten Zellen, wie sie in unserem Falle vorliegen, doch kaum die Bezeichnung von „Epithelzellen“ zuerkennen dürfen.« BLOCHMANN hat hiergegen schon auf die oben erwähnten Verhältnisse in der Schmelzpulpa, und besonders auf eigene Beobachtungen an den Flossenstacheln von *Spinax*-Embryonen hingewiesen (**97**, p. 462). Die Beschaffenheit des Hodenepithels von *Hirudo* und *Aulastomum* dürften aufs Neue die Berechtigung der BLOCHMANN'schen Ansicht darthun, und vielleicht von um so größerer Beweiskraft sein, als es sich, wie schon oben hervorgehoben, hier um Umbildungen innerhalb eines einschichtigen Epithels handelt, während ein hartnäckiger Gegner immerhin noch geltend machen könnte, dass in den von BLOCHMANN angezogenen Fällen der Schmelzpulpa und der embryonalen Flossenstacheln von *Spinax* die Annäherung von Epithelzellen an den bindegewebigen Habitus in den tiefen Schichten eines geschichteten Epithels stattfinde. Beim Integument der Plattwürmer kann aber natürlich auch nur von einem einschichtigen Epithel die Rede sein. Freilich bleibt ein gewisser Unterschied noch bestehen.

Nach Blochmann liegt an der äußeren Seite der Basalmembran, unterhalb der Cuticula, eine zusammenhängende Protoplasmaschicht, von welcher die einzelnen Zellen sich »beutelförmig« durch die Basalmembran hindurch in das unterliegende Gewebe einsenken. Eine derartige, die gesammte Oberfläche des Hodenbläschens auskleidende Protoplasmaschicht, durch welche die ihrer Hauptmasse nach weiter von einander entfernten Zellen — außer durch die Ausläufer — mit einander verbunden wären, konnte ich bei den Hirudineen bis jetzt nicht nachweisen.

Andererseits aber finden sich bei Blochmann (**96**) weder im Texte, noch in den Figuren Andeutungen darüber, dass die Epithelzellen der Trematoden und Cestoden unterhalb der Basalmembran durch Ausläufer mit einander verbunden wären. Dass solche Verbindungen trotzdem vorhanden sein können, ist aber nicht nur durch frühere Zeichnungen nach Schnitten durch das Integument, z. B. von H. E. Ziegler (**83**, Taf. XXXIII, Fig. 13—15), wahrscheinlich gemacht, sondern ich habe sie auch selbst nach Beobachtung des lebend gefärbten *Distomum lanceolatum* (**95**, p. 185, Fig. 5) beschrieben und von der Fläche abgebildet[1].

---

[1] Ich habe a. a. O. die betreffenden Zellen noch als »Subcuticularzellen« bezeichnet, schließe mich jetzt aber der Auffassung Blochmann's an. Dagegen bin ich mit der Deutung der »großen Zellen« als »Myoblasten« nicht einverstanden, sondern halte wenigstens die von mir geschilderten Zellen auch jetzt noch für Ganglienzellen. Da weder Blochmann, noch Zernecke (Zool. Jahrb., Abth. für Anat. IX. 1895) und Jander (Ibid. X. 1897) meine Untersuchungen über diesen Gegenstand erwähnen, darf ich doch wohl darauf hinweisen, dass ich selbst der Erste war, der an Plattwürmern die Methylenblaumethode anwandte. Bezüglich der thatsächlichen Verhältnisse »decken sich die Resultate meiner Untersuchungen vollkommen« mit denen Blochmann's und Bettendorf's, wie Letzterer selbst hervorhebt (Zool. Jahrb. X. 1897. p. 322); nur meine Deutung ist eine andere. Meine Resultate hätten desshalb doch wohl auch in den Mittheilungen von Blochmann, Zernecke und Jander nicht unerwähnt bleiben dürfen. Dann hätte es auch nicht vorkommen können, dass Bettendorf mir einen Vorwurf daraus macht, dass ich die Blochmann-sche Ansicht nicht erwähnt habe. Meine erste Mittheilung ist im Januar oder Februar 1894 erschienen, nachdem ich meine Präparate schon im Mai 1893 auf der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Göttingen demonstrirt hatte (Verh. D. Zool. Gesellsch. 1893). Die erste Mittheilung Blochmann's, die sich noch nicht auf Trematoden bezieht, wurde am 1. Januar 1895 veröffentlicht (Biol. Centralbl. Bd. XV. p. 14), die von Blochmann und Bettendorf am 15. März 1895 (Ibid. p. 216). Meine ausführliche Arbeit schließlich, die vom 26. Februar 1894 datirt ist, wurde in den ersten Tagen des März 1895 aus-

Die Verhältnisse der Epithelzellen des eben genannten Trematoden erinnern in vieler Hinsicht an die des Blutegelhodens. Auch hier sieht man die Zellen gruppenweise zusammenliegen, theilweise stoßen sie direkt zusammen, theilweise verbinden sie sich unter einander durch verzweigte Ausläufer. Ferner hat JANDER bei eben aus dem Kokon geschlüpften Individuen von *Dendrocoelum lacteum* derartige, wenn auch kürzere Ausläufer der Pharynxepithelzellen sowohl bei Oberflächenansicht, wie auf Schnitten nachgewiesen (**97**, p. 188, Fig. 39, 40, 42), nachdem schon früher v. GRAFF für das Körperepithel von Rhabdocölen das Gleiche angegeben hatte (**82**, Taf. IV, Fig. 19; Taf. VI, Fig. 1; Taf. XII, Fig. 5). Nach dem, was JANDER vom Epithel des ausgebildeten Tricladenpharynx berichtet, hat es den Anschein, als ob diese Ausläufer im Laufe der Entwicklung verschwinden. Bei Cestoden, auf deren Untersuchung sich BLOCHMANN selbst, neben den Resultaten am Tricladenpharynx, stützt, könnte es sich wohl eben so verhalten. Jedenfalls zeigen die Befunde v. GRAFF's und JANDER's bei Turbellarien im Vergleich mit meinen eigenen Angaben für die Trematoden keine größeren Unterschiede unter einander, als sie bei Blutegelhoden innerhalb der Zellen des nämlichen Epithels vorkommen, so dass wohl die Anschauung BLOCHMANN's hierdurch eine weitere wirksame Unterstützung finden dürfte.

Heidelberg, 18. November 1898.

Litteraturverzeichnis.

96. F. BLOCHMANN, Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Hamburg.
97. —— Zur Epithelfrage bei Cestoden. In: Zool. Anz. Bd. XX.
97. A. BOTT, Über einen durch Knospung sich vermehrenden Cysticercus aus dem Maulwurf. In: Diese Zeitschr. Bd. LXIII.
84. A. G. BOURNE, Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. In: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV. N. S.
94. O. BÜRGER, Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Hirudo medicinalis* und *Aulastomum gulo*. In: Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 3. Heft.

---

gegeben (die Separata wurden am 28. Februar an mich abgesandt), also ziemlich gleichzeitig mit der vorläufigen Mittheilung von BLOCHMANN und BETTENDORF. Da in meiner Arbeit von 1895 meine vorläufige Mittheilung angeführt ist (p. 168), so hätte sie BETTENDORF (1897) wohl nicht übersehen dürfen. Sein Vorwurf gegen mich ist also, gelinde gesagt, mindestens ein starker Anachronismus. Auf das Thatsächliche hoffe ich an anderer Stelle zurückkommen zu können!

86. C. Chworostansky, Organes génitaux de l'*Hirudo* et de l'*Aulastoma*. In: Zool. Anz. 9. Jahrg.

82. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig.

77. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Zweiter Theil. In: Morphol. Jahrb. Bd. III.

97. R. Jander, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. In: Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. X.

82. I. Ijima, On the Origin and Growth of the Eggs and Egg-strings in *Nephelis*, with some Observations on the »Spiral Asters«. In: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXII. N. S.

63. R. Leuckart, Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Bd. I. Leipzig u. Heidelberg.

94. —— Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Bd. I. 5. Lief. Leipzig.

49. F. Leydig, Zur Anatomie von *Piscicola geometrica* mit theilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen. In: Diese Zeitschr. Bd. I.

51. —— Anatomisches über *Branchellion* und *Pontobdella*. In: Diese Zeitschr. Bd. III.

57. —— Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M.

88. —— Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande. In: Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. III.

74. H. Ludwig, Über die Eibildung im Thierreiche. In: Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. I. 5. u. 6. Heft. (Verhandl. Würzburger phys.-med. Gesellsch. N. F. Bd. VII.)

95. A. Oka, On some new Japanese Land Leeches (*Orobdella* nov. gen.). In: Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan. Vol. III. Part. II.

84. R. Saint-Loup, Recherches sur l'organisation des Hirudinées. In: Ann. Sc. Nat. Zool. (6ième) T. XVIII.

95. A. Schuberg, Zur Histologie der Trematoden. In: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. X.

70. L. Vaillant, Contribution à l'étude anatomique du genre Pontobdelle. In: Ann. Sc. Nat. Zool. 5ième série. T. XIII.

88. C. Vogt und E. Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. I. Braunschweig.

83. H. E. Ziegler, *Bucephalus* und *Gasterostomum*. In: Diese Zeitschr. Bd. XXXIX.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Alle Figuren beziehen sich auf *Hirudo*.

Fig. 1. Hodenwand, ausgebreitet. *v.e*, Vas efferens. Sublimat; Boraxkarmin; Kanadabalsam. Zeiss Oc. I, Obj. B. Zeich.-App. Vergr. 60.

Fig. 2. Stück des Hodenepithels von einem Flächenpräparat. Sublimat; Einschluss in Wasser. Seibert Oc. I, Hom. Imm. 1/12. Vergr. 580.

Fig. 3. Stück des Hodenepithels von einem Flächenpräparat. Essigsäure-Methylgrün; Wasser. Seibert Oc. 0, Obj. VII. Vergr. 543.

Fig. 4. Längsschnitt durch den Hoden. *v.e*, Vas efferens. Sublimat; Pikrokarmin; Kanadabalsam. Zeiss Oc. I, Obj. A. Zeich.-App. Vergr. 37.

Fig. 5—7. Querschnitte durch verschiedene Stellen des Hodenepithels. Sublimat; Hämatoxylin; Kanadabalsam. Zeiss Oc. I, Obj. D. Vergr. 175.

Fig. 5. Von der Ventralseite, mit der Einmündungsstelle des Vas efferens.

Fig. 6. Von der dorsoventral aufsteigenden Wandung.

Fig. 7. Von der Dorsalseite.

Fig. 8. Vacuolisirte Zelle aus dem Inhalt des Hodenbläschens. Sublimat; Hämatoxylin; Kanadabalsam. Zeiss Oc. I, Obj. F. Vergr. 415.

Fig. 9. Stück des Vas deferens. Totalansicht. Sublimat; Boraxkarmin; Kanadabalsam. Zeiss Oc. I, Obj. D. Vergr. 175.

Fig. 10. Querschnitt durch das Vas deferens. *w.r*, Wimperrinne der Ventralseite; *bg*, Blutgefäße. Sublimat; Boraxkarmin; Kanadabalsam. Zeiss Oc I, Obj. F. Vergr. 415.

The Anatomy of the Female Genital Tract of the Pupipara as observed in Melophagus ovinus.

By

H. S. Pratt,
Ph. D., Haverford College, Pa.

With Plates II—III and 1 Figure in Text.

Introduction.

The female reproductive organs of the small group of dipterous insects known as the Pupipara, of which the common sheep-tick (Melophagus ovinus) is the most familiar representative, has long interested entomologists. The large size of these organs, their odd outward resemblance to the human female genital tract (Pl. II, Figs. 1 and 2), the very small number and peculiar arrangement of the ovariole tubules, the unique position of the receptaculum seminis, and other structural features have lead to the investigation or notice of them by Réaumur (17), Nitzsch (14), Cuvier (3), Lyonet (15), Dufour (4, 5, 6), Blanchard (1), v. Siebold (19), and Leuckart (10). But none of these authors, with the exception of the last named, has furnished a correct account of their structure. Leuckart, however, who in accuracy of observation and in the interpretation of observed facts was well-nigh infallible, gives a full and in the main correct description of these organs. His investigation was, however, made 40 years ago, before modern methods of technique were in vogue, and the unusual interest attaching to the subject in the field of insect morphology has led me to make a fresh examination of these organs with a view to completing and extending his work.

The sheep-tick is an exceedingly common insect in America and Europe, the American tick being undoubtedly identical with the European species. The adult female insect (Pl. II, Fig. 1) is about 6 mm long. The head is small and triangular in shape and bears rudiments of antennae (*ant*) and eyes (*eye*), and a long proboscis (*prob*). The thorax is relatively small and is segmented, the meso- and metathorax each bearing a pair of large spiracles (*sp*). There are no wings or rudiments of any, but rudiments of halteres are present. The abdomen is a large, pear-shaped body-division, much flattened dorso-ventrally; it is unsegmented and is covered by a tough, leathery cuticula. It bears seven pairs of spiracles somewhat smaller than those on the thorax, two of which are near its anterior and two near its posterior end. The entire body is covered with long, bristly hairs.

The female genital tract occupies the position usual in insects, in the ventral, posterior portion of the abdomen (Pl. II, Fig. 1). It is made of the following parts: paired ovaries (Pl. II, Figs. 1, 2 *ov*); two short paired oviducts (*pa.ovi*); a median unpaired oviduct formed by the fusion of the proximal ends of the paired oviducts and consisting of two portions, a narrower proximal portion (*med.ovi*), and a widened distal portion, which has the function of a receptaculum seminis (*rec.sem*); the median efferent duct, which passes to the vulva and is usually called the vagina in insects, but which I shall in Melophagus divide into two portions, an extensive anterior portion, the uterus (*U*), and a shorter posterior portion, the vagina (*vag*); and, finally, the two pairs of milk-glands, which join the anterior end of the uterus (Pl. II, Figs. 2, 3 *m.gl*).

As to the position of these organs in the body, the vagina and the uterus lie near and in a plane parallel to the ventral abdominal wall. The median, unpaired portion of the oviducts, in the virginal female, lies in a plane perpendicular to that of the uterus (Pl. II, Fig. 3 *med.ovi*), and in the old female in a plane at an acute angle to that of the uterus (Pl. II, Fig. 2). I wish to emphasize these facts as LEUCKART describes all the different parts of the genital tract as lying in very nearly the same plane (see his Figs. 1, 2, 3 and 4, Pl. I), and his figures have been copied into several text-books (see CLAUS' Lehrbuch der Zoologie, Fig. 495). It is only in sections, which, of course, LEUCKART could not have had at his disposal at the time when his paper was written, that the true position of these organs can be seen, and a dissection of them must inevitably disturb their relations with the surrounded viscera. The receptaculum seminis, constituting the distal end of the unpaired portion of the oviducts, is also in the median line, and from it the short paired portions of the oviducts proceed to the right and left to the two ovaries. The richly branching milk-glands are very extensive organs and wind among the viscera throughout the abdomen. All of these organs will be described in detail further on.

The relative size of the genital tract is large, even in the virginal female, where its length is two-thirds that of the abdomen (Pl. II, Fig. 3), while in the old female its size depends entirely on the age of the growing larva, when one is present, in the uterus. The sheep-tick is, in common with the rest of the Pupipara, an ovoviviparous animal. The young animals are born one at a time and at intervals, in the Summer-time, of several weeks. The entire embryonic stage and the greater portion of the larval stage are passed in the mother's uterus, the young animal being born as an old larva. About twelve hours after the larva is born the puparium is completed and the »Tonnenpuppe« begins its metamorphosis[1]. The name »Pupipara« is thus a misnomer as Blanchard and Leuckart have shown, as the sheep-tick is not a pupa-bearing insect, and rests on a misconception of Latreille, who named the group. In an insect, whose uterus is either empty or contains an egg or a very young larva, the genital tract is, as in the virginal animal, about two-thirds the length of the abdomen (Pl. II, Fig. 1), but the presence of an old larva in the uterus distends the reproductive tract in all directions, so that it may become quite as long as the abdomen and half as wide and half as thick (Pl. II, Fig. 4).

The vulva.

The vulva is a half-moon-shaped slit, 0,40 mm long, transverse to the longitudinal axis of the body and situated at the posterior end of the body near the ventral surface (Pl. II, Fig. 1 *vul*). It is 0,27 mm anteriad and ventrad of the anus (Pl. II, Fig. 1 and 3 *A*) from which it is separated by a thick chitinous plate (*ch.pl*) well studded with small chitinous bristles. Each lip of the vulva is bounded by a projecting chitinous ridge which, coming from above and below, almost close the opening. The anterior and most ventrally situated lip represents the concave side of the half-moon (Pl. II, Fig. 1). It is composed of a pair of chitinous plates, one to the right and the other to the left of the median line. These plates do not, however, meet in the median line except at their posterior, median margins where they are connected by a median, rectangular thickening (*spur*).

---

[1] A description of the larva of Melophagus will be found in »Beiträge zur Kenntnis der Pupiparen: die Larve von Melophagus ovinus« von H. S. Pratt, in Archiv für Naturgeschichte, 53. Jahrg., 1893.

This thickening projects into the vulva in the form of a spur and is seen especially well in a sagittal section (Pl. II, Fig. 3 *spur*). The anterior edges of these paired plates are much thickened and form distinct ridges. The posterior, convex lip of the vulva is a chitinous plate thickly beset with spines which, as above mentioned, extends back to the anus (Pl. II, Figs. 1 and 3 *ch.pl*). The margin of this plate which forms the lip is thickened to form a ridge which projects eave-like over the vulva from above (Pl. II, Fig. 3 *ch.pl*). The continuity of this ridge is broken in the median line by a median indentation (Pl. II, Fig. 1 *ch.pl*). The plate itself is bounded on both the right and left sides by a deep groove (Pl. II, Fig. 6 *gr*), which forms a ridge in the body-cavity, the significance of which for the attachment of muscles for the control of the vulva will be explained further on.

The vulva, it will be seen, is a valve-like slit which is capable of great distension. The larva, at the time of birth is a cylindrical object with a diameter of about 0,78 mm. The vulva, thus, through which it must pass, must stretch in all directions and more than double its capacity at the time of a birth. It is probable that both lips take part in this stretching but it also seems probable that the posterior (dorsal) lip has the principal share in it. The muscles which join the dorsal wall of the vagina and the posterior lip of the vulva with the ridge-like invagination of the body-wall (Pl. II, Fig. 3 *p.R*), which is situated just dorsad of the anus, undoubtedly have for their function the raising of them at the time of a birth and thus increasing the capacity of both vagina and vulva, as will be further explained in speaking of the vagina.

The vagina.

The vulva opens into the vagina. This is a tube of the same width as the vulva which extends 0,33 mm forward to the posterior end of the uterus (Pl. II, Fig. 3 *vag*). The vagina is not a cylindrical tube but varies its shape between its anterior and posterior ends. At its posterior end it is a dorso-ventrally compressed tube with three shallow, longitudinal grooves in its dorsal wall, one in the median line and the other two at the extreme right and left sides. These three grooves increase rapidly in depth (height) anteriad as far as the beginning of the uterus, where they abruptly terminate, so that near its anterior end a cross-section of the vagina presents the appearance represented by Pl. II, Fig. 5. The median groove is a continuation of the median indentation of the posterior (dorsal) lip of the vulva mentioned above and a sagittal section of the vagina, which would pass through this groove its entire length, would represent the dorsal vaginal wall as becoming rapidly higher anteriad as far as the beginning of the uterus (Pl. II, Fig. 3 *vag*). A comparison of this section, however, with the cross-section (Fig. 5) shows at once that the portions of the dorsal vaginal wall to the right and left of the median line do not thus increase in height. The two lateral grooves of the dorsal vaginal wall (Fig. 5) are continuations of the grooves mentioned above (Fig. 6 *gr*) which bound the plate (Fig. 1 *ch.pl*) forming the posterior lip of the vulva. The cuticula of the dorsal wall is hard and yellow like that of the outside of the body and is studded with small, chitinous bristles, deflected towards the vulva. The cuticula of the ventral wall is thicker than that of the dorsal wall but is not hard and yellow and contains no spines.

The vagina is very evidently an infolding of the outer body-wall. Its cuticula and hypodermis are identical with those of the body-wall and a direct continuation of them, and its muscles undoubtedly also belong to it. These muscles form several distinct groups of fibres and the function of all of them is to increase the capacity of the vagina during the growth of the larva and at the time of a birth. The most important of them is, perhaps, a paired group of fibres which connects the dorsal vaginal wall and the posterior (dorsal) lip of the vulva with a broad ingrowth of the body-wall situated directly dorsad of the anus (Pl. II, Fig. 3 *p.R*). These muscles appear fan-shaped in longitudinal section (Pl. II, Fig. 3 *d.vag.mus*); they surround the end-intestine, which runs through them and divides them into two equal divisions. Laterad of this group of fibres on each side are muscles-fibres which connect the lateral portions of the dorsal wall of the vagina with the dorsal body-wall (Pl. II, Fig. 5 and 6).

The significance of the folds of the dorsal vaginal wall will be clearly seen from their relation to these muscles. When the latter are contracted the folds are lifted and the capacity of the vagina thereby very largely increased. This takes place not only during birth but also during the growth of the young larva in the uterus. The spiracles of the larva, as is so common among Diptera, are on the hinder end of the body. They are thus directed towards the maternal vagina (Pl. II, Fig. 4 *lar.sp*), and the air necessary for the respiration of the larva must come through that organ. The figure above referred to shows that the lumen of the vagina has been increased in size in response to this need of the larva.

Another important group of muscle-fibres is the thick bunch transverse to the longitudinal axis of the body which covers the dorsal surface of the ingrowth of the body-wall above mentioned (Pl. II, Fig. 3 and 6 *p.t.mus*). The ends of the fibres are attached to two ridges formed in the body-cavity by the two grooves (Fig. 6 *gr*) which form the lateral boundaries of the chitinous plate extending from the vulva to the anus and mentioned above. These muscles are, perhaps, the largest group of muscle-fibres in the animal's body. Their function is obvious: by their contraction they raise the plate forming the posterior lip of the vulva and thus very much increase the capacity of that slit-like opening during a birth. Reinforcing these muscles are also a number of fibres which pass from the above-mentioned ridges to the dorsal body-wall.

The ventral wall of the vagina is but poorly supplied with special muscles, there being here no extensive bands or groups of fibres but only a few scattered fibres which pass from it to the ventral body-wall (Pl. II, Fig. 3 *vag.mus*).

The uterus.

The uterus is a broad, dorso-ventrally compressed tube stretching from the anterior end of the vagina forward to the median oviduct (Pl. II, Figs. 1, 2, 3, 4 *U*). Its actual shape and size are entirely dependant upon the age and the sexual condition of the animal. The virginal uterus represented in Fig. 3 has a length of about 1 mm, which is about half the length of the abdomen, and extends forward to within 0,8 mm of the forward end of the abdomen. The presence of an egg (Pl. II, Fig. 1) in the uterus changes its shape but slightly, but when the egg hatches and the young larva begins to grow, the uterus rapidly becomes stretched out of all semblance of its former shape. The presence of the full-grown larva in the uterus distends that organ forward until it reaches the anterior end of the abdomen (Pl. II, Fig. 4). The small intestine of the mother is crowded by this great growth of the larva into the anterior, dorsal portion of the abdominal cavity, and the voluminous rectum is pressed against the dorsal body-wall. The larva, which at this time occupies with the uterus half the space in the abdominal cavity, can easily be seen through the ventral abdominal wall. It appears as a glistening, white object occupying the entire median portion of the abdomen.

A young larva or an egg can also be detected, but less easily; it lies in the forward portion of the uterus and appears near the centre of the abdomen.

In its finer structure the uterus presents no new features, but some interesting modifications of the usual conditions. Its walls are a direct continuation of those of the vagina. The thickness of the cuticula at the posterior end of the uterus equals that of the cuticula of the vagina, but this thickness gradually diminishes toward the forward end and in its forward half the uterus is lined by such an extremely thin and delicate cuticula that it is often difficult to detect. The matrix of the cuticula is the usual single-layered epithelium. This is surrounded by a thickly woven layer of branched muscle-fibres forming a network about the entire uterus which branch without regularity and are of varying thickness (Pl. III, Fig. 7). The strands immediately next to the uterine wall appear to be smaller than those toward the outside. The function of this network is evident. It is primarily, by the contraction of its fibres, to bring about parturition at the proper moment, but it must also serve to strengthen and support the wall of the uterus while that organ is heavy with the growing larva. On the outer surface of the muscle-sheath run longitudinal bundles of unbranched muscle-fibres which connect the uterus with the ventral and anterior portions of the abdominal wall. Also a few fibres pass from the dorsal uterine wall around the rectum to the dorsal abdominal wall. The most important of these longitudinal groups of muscles are those which pass from the forward portions of the uterus to the anterior and ventral abdominal body-wall (Pl. II, Fig. 3 *l.mus*). These are attached to the dorsal, ventral, and lateral surfaces of the uterus and find their forward attachment principally on two ridges of the abdominal wall which project into the body-cavity. We see thus that the uterus is provided with an extremely strong musculature, composed of two distinct systems of fibres; the branched fibres forming the sheath immediately about it and the longitudinal fibres which connect it with the body-wall. The function of the latter is undoubtedly to hold the uterus in position. They are strong elastic bands which bind the uterus to the body-wall but whose length can change with the varying size of the uterus. But these muscle-fibres are not the only means of support with which the uterus is supplied. From the most anteriorly placed abdominal spiracles a pair of strong tracheal trunks pass to the uterus, just in front of which they break into a number of branches which pass around it on all sides (Pl. II, Fig. 3 *tr*).

The uterus is composed of two distinctly different divisions, the posterior half, the walls of which are in all respects like those of the vagina, and the anterior half, whose walls are of quite a different character in that they have the thin, delicate cuticula already mentioned, and are besides thrown into thick folds so that the lumen is very irregular in shape and in the empty uterus is often entirely closed. It is into this anterior portion of the uterus that the egg arrives when it has been extruded from the ovary and where it remains while the embryonic development proceeds. The young larva on hatching also occupies the same place but gradually grows towards the posterior end until it fills the entire uterus.

The milk-glands.

At the anterior end of the uterus its dorsal surface is pierced by an opening through which the two pairs of milk-glands communicate with it (Pl. II, Fig. 3 and 4 *op.m.gl*). Leuckart (10) states wrongly that there are two openings, one for each pair of glands and one in front of the other, and that they are in the dorsal wall of the median oviduct. The forward pair is composed of two thick, short tubes averaging 0,5 mm each in length and 0,06 mm in diameter, whose proximal ends are fused to form a single tube (Pl. III, Fig. 8 *a.m.gl*, Pl. II, Fig. 2 *a.m.gl*). The hinder pair is composed of two large, extensively branched, tubular structures which also fuse at their extreme proximal ends to form a single vessel (*p.m.gl*). The median, proximal ends of the two gland-pairs meet at the opening in the wall of the uterus and are there bound together by a sheath of muscle-fibres (Fig. 9). The function of these two pairs of glands is to furnish the milk-like fluid which serves as food for the growing larva. The forward, club-shaped pair has probably largely lost this function and become more or less rudimentary, and as is usually the case with rudimentary organs they show a considerable amount of individual variation. They are often so small as to be found with difficulty or may reach the considerable development represented in Fig. 8. They may even be found much larger than these and Leuckart (10) has observed cases in which the distal ends of these glands branched dichotomically like the posterior pair. In Hippobosca, according to Dufour (4), the anterior glands are long branched structures.

The nutriment of the larva in Melophagus is undoubtedly furnished principally by the posterior pair of glands. This nutriment consists of a fluid containing a mass of round or oval disc-shaped bodies which are presumably fat-bodies; they are fairly constant in size having an average diameter of 0,01 mm. The secretion of these glands is thus extremely similar to milk. It is poured through the opening already mentioned into the anterior end of the uterus where the larva sucks it into its mouth. During the entire uterine life of the larva its anterior end is constantly at the anterior end of the uterus, the increase in length which the larva undergoes resulting in its extension towards the posterior end of the uterus until that organ is completely filled. The mouth of the larva, however, does not change its position in the uterus, and would be thus constantly bathed in the milk-like secretion (Pl. II, Fig. 4 *lar.M*), which is sucked in by a complicated sucking apparatus I have already described in another place (Pratt, 16). For the sake of completeness, I will briefly describe this organ again. Directly back of the larva's mouth, in its pharyngeal cavity, is a muscular tongue-like organ (Pl. II, Fig. 4 *mus.ton*), ventrad of which the oesophagus passes to the sac-like stomach. Dorsad of the muscular tongue is a sac whose dorsal wall is connected by a median, longitudinal muscle with the dorsal body-wall. The muscular tongue contracts and dilates regularly like the beating of a heart, about forty times a minute: the dorsal longitudinal muscle must also contract, although I have never been able to observe it in the live animal. As a result of these movements the milk is drawn into the mouth of the larva and forced through the oesophagus into the stomach, which is at all times completely filled. The beating of the tongue probably goes on without interruption during the entire uterine life of the larva. As soon as it is born, however, and thus removed from its food supply, the beating ceases, and during the day or two which intervenes while the larva is preparing to enter upon the pupal stage and the first part of the metamorphosis, the young animal is nourished by the milk which was already in the stomach at the time of birth. The milk rapidly decreases in volume during this period and by the middle of the metamorphosis is entirely exhausted.

The finer structure of the milk-glands presents the following features. The extreme proximal, median ends of the two gland-pairs are bound together just before the opening into the uterus by a common muscle-sheath (Pl. III, Fig. 9), composed of irregularly arranged, striped fibres.

The Anterior Pair of Glands. The epithelium of which these glands are composed is made up of cells which have but little secretive function, those cells near the distal ends of the glands being somewhat higher than the others (Pl. III, Fig. 8 *a.m.gl*). Surrounding the proximal, fused ends of the glands are muscle-fibres, irregularly arranged (Pl. III, Fig. 10 *a.m.gl*). Distad of the point of bifurcation of the tubes, the inner most fibres no longer appear. The outer most fibres persist, however, and for a short distance form a common sheath around the ends of the diverging tubes and hold them together. They also surround each tube after they have ceased to form this common sheath for about a quarter of its length. The distal three-quarters of the glands have no muscles around them. The entire structure is bounded externally by a membrana externa (Pl. III, Fig. 8 *mem.ex*) and internally by a thick membrana interna (*mem.in*), both of which are structureless. In a longitudinal section of these glands their lumen appears bounded by serrated lines which fact is due to the projection of the inner ends of their epithelial cells into the lumen.

The Posterior Pair of Glands. The fused portion of these glands is very short, the two glands joining immediately before entering the uterus (Pl. III, Fig. 8). The free portion of each is composed of two distinct divisions, the branched, distal portion in which the secretive alone resides, and the unbranched, proximal portion which is but the outlet or duct of the other. The epithelium of this duct is composed of flat cells which project into its lumen; surrounding this are two layers of muscle-fibres. A thick membrana interna (Pl. III, Fig. 8 *mem.in*) lines the lumen and a membrana externa (*mem.ex*) surrounds the muscles on the outside of the ducts. The distal portion of the glands is by far the larger part of them. It branches very extensively, apparently usually dichotomically (Pl. II, Fig. 2 *p.m.gl*), and fills up a greater part of the entire space in the abdomen which is not occupied by other organs. Its epithelium is composed of large cells, 0,04 mm high, four or five times as large as those of the epithelium of the duct. The nucleus is large and invariably contains one or two large nucleoli. The protoplasm of the cells appears coarsely granular in stained specimens and often contains large vacuoles. The membranae interna and externa are present on every part of the glands, but no muscle fibres are on the distal, branched portion.

The oviducts.

Is has already been mentioned that the oviducts of the sheep-tick are very highly modified from the typical condition. Their proximal ends are fused and form a single, median vessel 0,33 mm long, which joins the uterus a trifle posteriorly to the latter's anterior end. In the virginal female this median oviduct lies in a plane perpendicular to that of the uterus (Pl. II, Fig. 3): thus it has a dorso-ventral position, whereas the uterus lies parallel to the ventral abdominal wall. As the female becomes older, however, and the uterus through frequent bearing becomes larger and longer, the proximal end of the median oviduct gets carried forward so that its original perpendicular position is lost and gives way to one in which the median oviduct meets the uterus at an acute angle (Pl. II, Fig. 2 *med.ovi*). And when the uterus is distended to its greatest extent by the presence in it of a large larva this angle becomes almost obliterated, and the median oviduct is brought to lie directly on the dorsal wall of the uterus. The short, paired, distal ends of the oviducts join the median. unpaired portion just described to the right and left respectively (Pl. II, Fig. 2 *pa.ovi*). These are very short and vary in length with the condition of the ovary as will be explained later, and each bears at its extremity the ovoid ovary.

The function and purpose of this peculiar fusing of the proximal ends of the oviducts, which, so far as I know, is not to be met with to the same extent outside the group of Pupipara, is to provide a reservoir for the sperm of the male animal in the female, in other words, to improvise a receptaculum seminis. The sheeptick has no receptaculum seminis of the form usual in insects. The extreme anterior end of the uterus, which appears as a small projection in front of the point of juncture of the median oviduct with it, may be a rudiment which is homologous to the receptaculum seminis of other insects, and has been so interpreted by Leuckart (10). All of the other brachyceran dipters, so far as I know, are provided with a receptaculum seminis, and the ancestors of Melophagus and the other pupipars were undoubtedly no exception to the rule. But probably the enormous distention of the uterine wall, which has resulted from the retention of the growing larva in the uterus, has led to the extinction of the receptaculum seminis as a functional organ. Its place, then, is taken by the fused ends of the oviducts; this acts as a receptacle of semen and is constantly filled with it.

It was v. Siebold who first demonstrated this fact (19). Dufour (4 and 5) called the anterior milk-glands the receptaculum seminis; Leuckart corrected him.

But it is not the entire median oviduct which is thus filled with sperm and functions as a receptaculum seminis, but the dorsal or distal end of it (Pl. II, Fig. 2 *rec.sem*) which is considerably wider than the remainder of the median oviduct and forms a distinct compartment in it. Leuckart calls this the Fundus. Its lumen has a width of 0,15 mm in the adult female against a width of 0,01 mm in the portion of the median oviduct immediately adjoining the uterus. It is slightly arched on its dorsal surface and the paired oviducts meet it to the right and left. These are very short and of unequal length. When in either ovary an egg is present which is fully matured or nearly so, as is the case with the left hand ovary in Fig. 11, the oviduct on that side is apparently almost obliterated through the crowding of the egg into it (Pl. III, Fig. 11): when, however, the largest egg is still small and immature as in the right hand ovary, the oviduct on that side may have a length of 0,23 mm. And between these extremes we find all intermediate stages.

The finer structure of the oviducts presents the following features. The structure of the proximal portion of the median oviduct is similar to that of the uterus. The epithelium of the fundus and of the paired oviducts is peculiar in being composed of very high, narrow cells giving the wall a much greater thickness than that of the remainder of the median oviduct. Surrounding the epithelium is a network of muscle-fibres similar to that of the uterus but somewhat thinner. Their arrangement is also somewhat more regular than that of the uterus, there being a more definite arrangement into circular and longitudinal muscles. The ental fibres are distinctly circular while the ectal ones are longitudinal although their arrangement is not regular but such that they form a more or less regular network about the circular fibres. Among the muscles are numerous connective-tissue fibres.

The membrana interna is very delicate in the median oviduct. In the paired portions, however, it is very thick and is thrown into long folds which are longer than the cells they abut and project into the lumen so as almost to fill it, leaving only a very narrow passage in the center of the vessels (Pl. III, Fig. 11 *pa.ovi*). These folds are all inclined toward the fundus and their function is obvious: they form a system of valves which prevent the flow of the spermatozoa stored in the fundus towards the ovarial sacs. The passage of the egg, on the other hand, from the ovary into the fundus would not be hindered.

The ovaries.

The ovaries of Melophagus have much about them which is peculiar and have in consequence attracted the attention of entomotomists ever since the time of Réaumur. On account of the difficulties attending a successful dissection of them, however, it was Leuckart who first correctly described them. All of the earlier investigators, often misled by a curious desire to homologise them with the human ovaries, to which they bear a certain superficial resemblance, described the ovary of Melophagus as containing but a single ovariole which contained but a single ovum. And this false notion still largely prevails and is propagated by certain illustrations which appear in some of the best text-books. Fig. 495 in Claus' »Lehrbuch der Zoologie« and Fig. 160 in Gegenbaur's »Comparative Anatomy« (English translation) are taken from Leuckart's Fig. 1 (l. c.) and incorrectly described, conveying the notion above mentioned.

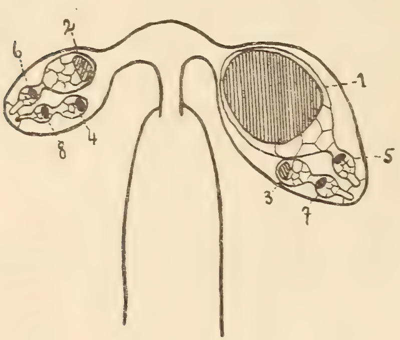
The ovary of our insect appears as an ovoid body of variable size (Pl. II, Fig. 2 *ov*). In a superficial examination one sees none of the parts usually found in an insect's ovary; i. e., ovarioles, egg-follicles, etc. The whole organ seems rather to consist of but a single ovariole containing but a single follicle with its ovum and nutritive cells. As a matter of fact, the peritoneal covering which encloses the ovary is of extraordinary thickness, thicker, perhaps, than in any other insect and forms an elastic sac within which lie two ovarioles (Pl. III, Fig. 12). The walls of this sac are made up of muscle fibres and connective-tissue and are a direct continuation of the outer covering of the oviducts and the uterus (*peri.cov*). Each of the two ovarioles within the sac consists of two follicles and a germarium; no distinct terminal thread is present, although the terminal portions of the germarium may be considered as such a structure. The ovarioles are attached by means of their germaria to the inner, distal surface of the peritoneal sac and at no other place, hanging, thus, free within the sac (see woodcut No. 1, also Fig. 12). The ovariole is bounded on its outer surface by a structureless tunica propria (Fig. 12 *tun.prop*) and by an inner peritoneal covering composed exclusively of connective-tissue fibres which project from the inner surface of the distal end of the peritoneal sac (*in.peri.cov*).

It will thus be seen that however different in shape from the typical insect ovary that of Melophagus shows no fundamental peculiarities. We find here the three structures one may expect to find in any insect ovary, to-wit; 1) the peritoneal covering; 2) the tunica propria; 3) the germinal epithelium. The first is peculiar only in being excessively developed, the latter two are not peculiar in any way.

Melophagus possesses almost the minimum number of ovarioles, Campodia, according to Grassi (7), possessing but one. The following insects also possess but two, according to Lubbock (13, p. 343), Lixus and Anthonomous among the beetles, Schizoneura corni, an Hemipteron, Chelonus, a Hymenopteron, and according to Leuckart (10), Hippobosca and Braula, also Pupipara. The greatest number of ovarioles is found in the termite in which the ovary, according to Sharp (18), is composed of 3000 ovarioles. Between these limits we find the greatest variation: according to Lubbock the honey-bee may have 170, Cicada 50, Elater and Coccinella 30, and Butterflies 4 to 12. There is, we see, the greatest variation in the number of ovarioles within the different orders of insets, nearly related insects often differing very greatly. There is, undoubtedly, in each case a single embryonic Anlage for all the ovarioles of each ovary, as has been shown, for example, among others by Heymons (8) for the cockroach, and by Weismann (20) for Musca, and by Wheeler (22) for Xiphidium, and by myself (16) for Melophagus, and this is true whether the ovary has a metameric origin as is the case in Xiphidium or appears before the metameres have become fully established. The number of ovarioles which actually becomes characteristic for any given species depends entirely on the life-conditions of that species and not on any hereditary conditions. If a large number of eggs must be produced in any given species a large number of ovarioles becomes the rule and vice versa. Melophagus produces probably not more that a dozen eggs a year. The ovarioles, it seems to me, cannot have metameric value except in some Thysanura as shown by Grassi (7), their enormous variation between 1 and 3000, and their great variation often in near relatives, precluding this.

Melophagus possesses with a very few exceptions, the minimum number of follicles in each ovariole. A few of the Hemiptera (Coccus, according to Lubbock) have but a single follicle in each ovariole. These insects have, however, a large number of ovarioles and thus produce many more eggs than Melophagus. Hippobosca and Braula according to Leuckart have three in each ovariole, Musca has three or four, Blatta has ten, Periplaneta, according to Wheeler (21) has thirty and the Lepidoptera, according to Lubbock have from twelve to one hundred.

There are thus in the ovary of Melophagus but four developing ova at any one time, two in each ovariole, and in the two ovaries there are but eight ova. The two ovarioles within each ovary, and also the two ovaries themselves, are further peculiar in being very dissimilar in size. As the entire embryonic and a greater portion of the larval growth goes on within the uterus, this organ naturally retains each egg within it a long time, and receives the different eggs from the ovaries one at a time and at long intervals, probably of several weeks. The two ovaries alternate in furnishing the next egg, and within each ovary the two ovarioles alternate in performing this duty. The accompanying diagram shows the order in which the eight ova in the four ovarioles leave the two ovaries, the numerals indicating the order of succession. The result of this arrangement is that there is always one ovum of the eight in the two ovaries much larger than the others, it being the one whose turn will next come to descend into the uterus, and the ovary which contains it will be much larger than the other ovary. Likewise within the ovary the follicle which contains this ovum will be much larger than the other three follicles. These facts are very well shown in the plates. In Fig. 11, in the smaller ovary (the one to the right of the reader), the two ovarioles are as near the same size as any I have observed; the smaller ovariole (*ovar.2*) having a length of 0,17 mm, the larger one (*ovar.1*) having a length of 0,35 mm. The largest follicle in this ovary (*fol.2*) has a length of 0,26 mm, the next largest (*fol.4*) has a length of 0.15 mm. The two smallest follicles (*fol.6* and *fol.8*) do not differ much in length, they measuring 0,066 mm and 0,05 mm respectively. In the larger ovary (the one to the left of the reader) the ovariole containing the largest follicle (*ovar.1*) has a length of 0,87 mm, the smaller ovariole (*ovar.2*) has a length of 0,22 mm. The largest follicle (*fol.1*) in this ovary has a length of 0,77 mm, the next largest (*fol.3*) has a length of 0,16 mm; the two smallest follicles



Textfig. I.

(*fol.5* and *fol.7*) do not differ in size, their lengths being 0.08 mm and 0.06 mm respectively, which is very nearly the same as the lengths of the smallest follicles in the opposite ovary. The mature ovum measures 1,2 mm in length and 0,30 mm in width; it occupies almost the entire space within the peritoneal sac, and impresses its shape upon it, the follicles containing the other three ova being exceedingly small and being crowded into a narrow space at the distal end of the ovary. The lower or proximal end of the ripe ovum crowds the oviduct, partly obliterating it.

When, now, the ripe ovum is extruded, the ovary at once shrinks by the contraction of the muscles-fibres in the peritoneal sac to a very small size and the follicular epithelium, which had surrounded it, and the remains of its nutritive cells disintegrate. The ovary becomes about 0,64 mm long and 0,24 mm wide. Its shape also changes: when it contains the ripe ovum it has almost its exact shape and size, after the ovum is extruded it becomes an elongated structure, slightly larger toward the proximal end (Pl. II Fig. 2, *ov.* and Fig. 12). The walls of the peritoneal sac hang loose about the ovarioles (Fig. 12). The separate peritoneal coverings of the ovarioles also hang loose about them and project from their lower ends towards the oviducts and often contain scattered epithelial cells, the disintegrated remains of the last mature follicle (Pl. III, Fig. 12, *dis.fol.cc*).

The duty of furnishing the next ovum now shifts to the opposite ovary, which, of course, is now the larger of the two: it is a piriform structure and measures 0,9 mm by 0.5 mm. It is at this time that the two ovaries are the smallest in absolute size, and also that the youngest embryo is present in the uterus. As the growth of the embryo and the larva proceeds the two ovaries are constantly increasing in size, until finally when the larva has attained its maximum size and is ready to be born, the largest ovum in the largest ovary has again attained full size and is ready to be extruded. It is at this time that the two ovaries have attained their maximum size. The larva in the uterus is then born and that organ being emptied, soon afterward the ripe ovum passes in its turn from the ovary through the receptaculum siminis, where it is fertilized, into the uterus.

Histology of the ovary. Peritoneal covering. This is composed of two distinct tissues, a) a layer of striped, branched and anastomosing muscle-fibres among which are a small number of connective-tissue fibres, which form the outer portion of the peritoneal sac, and b) a layer of branched and anastomosing connective-tissue fibres which form the inner portion of the peritoneal sac and also a coating about the ovarioles (Pl. III, Fig. 12 *peri.mus* and *peri.con*). Entering the peritoneal sac from the body-cavity are numerous small tracheae and nerves. The branched muscles are best studied in a small ovary. In large ovaries in which the principal ovum is well developed, the muscles are so much distended that it is often impossible to distinguish their striation, and they may appear more like an irregular mesh-work of anastomosing connective-tissue fibres. At the side of a small ovary the muscles appear as broad fibres with a round or elliptical cross-section (Fig. 12 *per.mus*) containing many nuclei; in a flat view they appear as broad, irregularly shaped muscle-cells, anastomosing freely, each cell containing a nucleus (Pl. III, Fig. 15). There are no straight, unbranched muscles-fibres connecting the ovary with other organs or with the body-wall as is the case with the vagina and the uterus, the nerves and tracheae entering the ovary being the only suspensory apparatus attached to it.

The connective-tissue fibres composing the inner layer of the peritoneal sac are always easily distinguished in sections from the muscle-fibres. They form a distinct layer beneath the muscles, the thickness of which is considerably less than that of the muscle-layer (Fig. 12). Where the peritoneal sac is stretched by the presence of a large ovum, the muscle fibres do not show their striations, as has already been mentioned, and the connective-tissues fibres of the inner layer and the muscle-fibres of the outer one have the same appearance, except that the former are smaller in cross-section and contain far fewer nuclei than the latter. The interspaces between the muscles contain numerous delicate strands of connective-tissue which pass among them from the inner layer. The outer surface of the peritoneal sac is covered by a membrana externa. According to Leuckart's description the inner surface of the peritoneal sac is also lined with a structureless membrane which is a continuation of the intima of the oviducts. This membrane does not appear in my preparations.

But connective-tissue fibres not only form the inner surface of the peritoneal sac but they fill the distal end of the sac and form a coating around the ovarioles (Pl. III, Fig. 12). In a very small ovary containing very young ova, such as is figured in Figure 12, the peritoneal covering of the separate ovarioles may be studied very favorably. The distal end of the ovarial sac is seen to contain a mass of connective-tissue fibres in which are imbedded the distal ends of the ovarioles.

Figures 13 and 14 represent two cross-sections of the distal tip of the ovary, Fig. 13 being slightly proximad of Fig. 14. In both we see the outer muscular layer surrounding the connective-tissue within: Fig. 13 shows the distal termini of the ovarioles (*ovar*), Fig. 14, being just distad of these termini and not containing them. The peritoneal covering of the separate ovarioles is closely applied to those follicles which contain large ova (Pl. III, Fig. 11 *in.peri.cov*). This is not the case, however, at the narrow necks which connect the follicles, where it passes directly from one follicle to the other. In ovarioles containing very small ova their peritoneal coverings are but loosely applied to the entire structure (Pl. III, Figs 12 *in.peri.cov*). The peritoneal covering of the ovarioles often extends below the largest follicle toward the oviduct where they terminate abruptly and freely. The actual condition of this end of them differs very greatly in different cases. In the ovary represented in Fig. 12, the follicles being extremely small, the inner peritoneal membrane is seen extending far below each ovariole. It consists of a broad band of connective tissue which extends from the lower end of the ovarioles to the beginning of the oviduct and there ends abruptly; it contains a few scattered cells (*dis.fol.ce*) which represent the remains of a disintegrated follicle which has discharged its ovum.

In large ovaries the lower end of the peritoneal covering of the separate ovarioles is much less noticeable. Often, as in both ovaries represented in Fig. 11, it does not extend at all below the largest follicle in each ovary, but simply forms a covering around its lower end in all respects like that at its sides. When a ripe ovum is extruded the peritoneal membrane covering its follicle is ruptured.

It will be interesting now to compare the peritoneal covering of the ovary of Melophagus with that of other insects. In the majority of insects we find that it consists of a more or less closely woven membrane of fibrous connective-tissue which surrounds each ovariole: imbedded in it are often striated, branched muscle-fibres, nerves and tracheae. There are, however, the greatest differences in the actual extent of the peritoneal membrane in different insects. It may be entirely wanting, as, according to Brandt (2, p. 3), it is in Perla, Nemura, Baetis, Coccus and the viviparous Aphids. In the cricket (Gryllus) it is present, but feebly developed, and consists of long, thin, net-like, anastomosing connective-tissue threads, which are spun around and among the numerous ovarioles. They do not form a membrane, however, about each separate ovariole, but at the outer rim of the ovary they form a distinct membrane which surrounds that organ and binds the ovarioles into a compact mass. In Tipula similar conditions prevail, but in addition to the connective-tissue fibres, muscles-fibres are also present. In both cases the peritoneal membrane is continuous with the outer covering of the oviduct and also of the terminal thread. Very commonly, however, the peritoneal fibres, instead of merely being spun among the ovarioles or forming a membrane about all, are woven into a distinct membrane about each one, and in this case the membrane about the entire ovary is usually not present. Thus in Rhizotrogus, Notonecta, and Carabus, according to LEYDIG (11, p. 602), each ovariole is covered with a thick peritoneal covering, and the membranes of all the different ovarioles meet at the distal end of the terminal thread in a common membrane which connects with the outer covering of the heart. In Musca, a very near relative of Melophagus and the pupipars, the conditions are similar. The peritoneal membrane, according to LEYDIG (11, p. 574), covers each ovariole rather loosely. The different follicles of an ovariole are separated from each other by a very narrow neck, and here the peritoneal covering is not applied closely to the tunica propria, but passes directly from one follicle across to another. At the distal tips of the ovarioles their peritoneal membranes fuse and in this common membrane are branched muscle-fibres. There is no connection between the ovary and the outer covering of the heart.

BRANDT (l. c. p. 7) sums up his chapter on the peritoneal membrane in insects as follows. It is usually present, and consists of connective-tissue in which may be muscle-fibres; but it is an accessory and not a necessary part of the reproductive tract. Its function is to hold together the ovarioles. The muscle-fibres, when they are present, serve two purposes, they assist in binding together the ovarioles and also cause the peristaltic motion which has been observed in the ovaries of Pulex, Pieris and other insects.

Considering, Melophagus, now, in the light of the foregoing, we see that its peritoneal membrane, the character and structure of which at first sight seem so aberrant, is really peculiar only in its great thickness and extent. The portion which forms the outer sac finds its counterpart in many groups of insects in the membrane which surrounds and holds together the ovarioles, but in no other insect, so far as I know, is it so thick and composed of two distinct layers, and nowhere do the muscles play so important a role. There are no muscle-fibres in the peritoneal covering of the ovarioles in Melophagus, which is unusual where this covering is as thick as it is in this insect. It is not unusual for these coverings to fuse beyond the end of the terminal thread and form a common mass of connective-tissue at the distal end of the ovary. In Musca, this fused portion contains muscle-fibres, and it seems to me that the outer peritoneal sac in Melophagus with its thickly woven layer of muscles may be a further development of the muscle and connective-fibres which in Musca are present at the distal of the ovary. In no other insect, so far as I know, does the peritoneal covering of the ovarioles fail to be continuous with the outer covering of the oviduct, and that this is the case in Melophagus is probably due to the fact that the outer covering ot the oviduct finds its continuation in the peritoneal sac.

The ovarioles. Each ovariole consists of a short, thick germarium or terminal chamber and one or two follicles, and is bounded on the outside by a delicate tunica propria. The germarium in a small ovary is about 0,05 mm long and 0,025 mm thick at its base, and is imbedded for about a third of its length in the fibrous mass at the distal end of the peritoneal sac (Pl. III, Fig. 12 *ger*, Fig. 13 *ger*). The germarium tapers towards its tip where it contains but one or two nuclei. It is surrounded by a tunica propria to its tip. The contents of the germarium are small, compact nuclei all of the same size and appearance imbedded in protoplasm, no cell-walls being demonstrable. The germarium is separated from the youngest follicle by a constriction. In a very small ovary the smaller of the two ovarioles does not contain the usual two follicles, but a single mass of germ-cells in which differentiation has but just begun (Pl. III, Fig. 12 *ovar.2*). The first signs of differentiation in the young follicle is a division of its cells into peripheral and central cells, the former being smaller than the later and arranged in a regular, peripheral layer. This layer is destined to become the follicular epithelium of the two follicles of the ovariole, the inner cells to become the nutritive and egg cells. Covering the common follicle is a tunica propria, which does not end at its lower end, but extends alongside the larger ovariole to near the lower end of the ovary and contains the disintegrated remains of the follicle which last discharged an ovum (Pl. III, Fig. 12 *dis.fol.ce*). Very soon the inner cells at the lower, posterior end of the common follicle begin to increase greatly in size; the extreme posterior one of these cells becomes distinctly different in appearance from its fellows and somewhat larger than them and acquires a nucleus which contains far fewer chromatine granules than the nuclei of the other cells, and a nucleolus, and thus develops into the ovum of the future lower follicle of the ovariole (Pl. III, Fig. 12 *ovar.2*). Almost simultaneously with its appearance, but yet a little later, the nutritive cells of the same follicle differentiate (*n.ce*). They are a trifle smaller than the young ovum but have nuclei which contain numerous chromatine granules and can be easily distinguished from it. The ovum, nutritive cells, and follicular epithelium, which have thus become differentiated in the lower portion of the common follicle, are at first not separated by any constriction from the still undifferentiated cells which are destined to form the upper or younger follicle of the ovariole. They grow rapidly, however, and increase in size, and soon a constriction appears which separates them from the upper portion of the common follicle, and thus divides this structure into the two follicles, in the lower one of which the distinctive cellular elements have all differentiated, while in the upper one differentiation has so far lagged behind that the cells only show an indistinct separation into outer, follicular epithelium and central cells, as is shown in *ovar.1* Fig. 12 and also in both ovarioles in the right ovary and *ovar.2* of the left-hand ovary in Fig. 11.

Ovar.2 in each of the ovaries of Fig. 11, being the smaller of the two in each, the development of its follicles is almost entirely checked after the condition above described has been attained, by the enormous growth of the lower follicle of the other and larger ovariole of the ovary. Thus we see, for example, that after the lower follicle of the smaller ovariole has reached the condition represented by *fol.4* in Fig. 11, it remains stationary during the increase in size of its large neighbor, *fol.2*, and until this follicle has become mature and has discharged its ovum. The same fate also follows *fol.3*, Fig. 11, which is no larger than *fol.4*, although it is older, and also the largest follicle in Fig. 12, which has just become the chief follicle in the ovary by reason of the recent extrusion of the ovum from this ovary, is no bigger than *fol.3* and *fol.4*, Fig. 11.

If we could follow, now, the growth of the larger ovariole (*ovar.1*) in the small ovary represented by Fig. 12, we should notice that now that its lower follicle has become the largest follicle in the ovary and is given a chance to grow (by the disappearance of the ripe ovum in the other ovariole), it increases in size very rapidly. Its smaller follicle, however, which up to this time has undergone no development except into outer, follicular, and inner cells, would not for some time grow at all. The nutritive cells and ovum of the large follicle of the larger ovariole would all increase very rapidly in size. The ovum is always at the lower end of the follicle; its nucleus is large and centrally situated and contains a very few chromatine granules and a nucleolus. The nutritive cells for a long time increase in size about as fast as does the ovum and have very large nuclei richly charged with chromatine granules. The tunica propria covers the entire ovariole; it is stretched to disappearance about the larger follicle after this has become of large size, but always appears on the narrow neck connecting the two follicles in the form of a tube containing scattered cells. On the lower side of the large follicle (that looking towards the receptaculum seminis) the tunica propria usually passes smoothly around the follicle, as is shown in Fig. 11; in some cases, however, the ragged end of the tunica may be seen extending beyond the follicle towards the oviduct (Pl. III, Fig. 12 *tun.prop*). In no case does the tunica propria extend as far as the oviduct.

When finally a follicle becomes the largest one in the two ovaries and its ovum is the next one to pass into the uterus, its growth becomes very rapid. Its nutritive cells also increase greatly in size and soon attain their maximum volume. The ovum, which up to this time has grown in size at about the same rate as the nutritive cells, now rapidly outstrips them and is soon larger than all the nutritive cells together (Pl. III, Fig. 11 *fol.1*). The nutritive cells now begin to decrease in bulk, and at about the same time the follicular cells begin to make their appearance and form a membrane between them and the ovum, the follicular cells which bound the nutritive cells on the outside becoming stretched and irregular. The follicular cells which surround the ovum increase in number as it does in size so that they always form a regular, columnar epithelium about it. The nucleus of the ovum, which has remained near its centre now loses its nuclear wall, becomes amoeboid and migrates to its periphery where it decreases very much in size. The nutritive cells decrease rapidly now in volume and the ovum increases until it has assumed the shape characteristic of insect eggs and the nutritive cells being deprived of a greater part of their substance are reduced to a mere remnant. The delicate chorion forms. The nucleus of the ovum has by this time migrated back to the centre of the ovum and that body soon after bursts its tunica propria and passes into the uterus. I did not observe the extrusion of the polar bodies.

It will be interesting, now, to compare the ovarioles and egg-follicles of Melophagus with those of other insects. As is well known Korschelt (9) following Lubbock (13), Leydig (11), and others, has shown that the indifferent, germinal cells in the germarium differentiate in the youngest follicle into the follicular epithelial cells, the ovum, and the nutritive cells if these be present. My own observations on Melophagus, as will already have been noticed, clearly confirm this view. These investigations, purely anatomical in character, do not, however, stand in harmony with the results of the embryological investigations of Heymons (8) and Wheeler (22) on certain Orthoptera. These authors have found that the follicular epithelial cells and the ova in this group of insects, are separate and distinct from each other from the time of their inception in the mesodermic somites of the embryo, so that there can be no indifferent germ-cells in the germarium. In the Orthoptera, however, the germarium of the adult insect is exceedingly small: it may, in fact, be said hardly to exist at all in the same sense as in the higher insects. It certainly does not contain indifferent cells. Judging from the figures of Korschelt (Figs. 1—7), the short germarium contains two kinds of cells throughout its entire extent, the large ova within and the smaller follicular cells on the periphery which are continuous with the follicular epithelium of the remainder of the ovariole. In the upper end of the germarium there is a small agglomeration of the smaller cells, and they alone are found in the terminal thread. In the higher insects, on the other hand, a voluminous germarium is usually present, and it contains apparently indifferent cells which develop into follicular, nutritive, and egg-cells. It is my opinion, however, that further investigation in the embryology of the holometabolic insects will show that in them also the germinal and follicular cells are separate and distinct from their inception and that in some forms the adults will be found to possess a germarium consisting of two kinds of cells instead of indifferent cells.

Insect ovaries are divided by Korschelt (9) and most of the text-books into two classes, those in which nutritive cells are present and those in which there are none. The first class is found in the Orthoptera and other of the lower insects, the second is found in the higher insects and may be subdivided into three subgroups according to the position of the nutritive cells. The first subgroup contains those ovaries in which the nutritive cells are in the germarium and this structure is unusually large; it is present in the Hemiptera and certain Coleoptera: the second subgroup contains those in which the nutritive cells are in separate appartments of the ovariole, each appartment being immediately above an egg-follicle; it is present in the Hymenoptera: and the third subgroup contains those in which the nutritive cells are included in each follicle with the ovum, being situated just above or distad of it; it is present in the Diptera. The ovary of Melophagus belongs to the last named class. The ovariole is, as has already been pointed out, almost exactly similar to that of Musca. As KORSCHELT shows, the tunica propria in Musca is also ruptured as it is in Melophagus when the ovum descends from the lowest follicle into the oviduct, so that the connection between the ovariole and the oviduct is maintained by the peritoneal membrane alone, but Melophagus differs from Musca in that it is the outer peritoneal sac (which does not exist in Musca) by which this is accomplished, the peritoneal covering of the ovariole rupturing with the tunica propria.

Methods.

The greater portion of this investigation was carried on at Haverford College. The material was obtained chiefly from the neighborhood and from Cold Spring Harbor, L. J., although some ticks which had been obtained in Germany were also used. I could see no difference between the American and the German ticks. The animals were killed by decapitation and then fixed in a saturated corrosive-sublimate solution heated to 50° C. The abdomens were then in many cases stained in borax-carmine and sectioned in the three principal planes. These sections show the position of the genital tract with reference to the surrounding organs. The finer histological details of the ovaries could, however, be studied to advantage only on genital tracts which had been dissected from the animal and then sectioned, as then only could that organ be cut in definite planes. It was found that a much more successful dissection could be made after the abdomen had been thoroughly hardened than when it was fresh on account of the great delicacy of the organs. This dissected material was stained either in toto with borax-carmine or on the slide with EHRLICH's haematoxylin.

Literature.

1. E. Blanchard, L'Institut. 1846. No. 630.
2. A. Brandt, Über das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.
3. Georges Cuvier, Le Règne animal: Insectes. II. p. 424. Paris 1825.
4. L. Dufour, Recherches anatomiques sur l'Hippobosque des chevaux. Ann. des scien. nat. 1825. T. VI.
5. —— Études anatomiques et physiologiques sur les insectes Diptères de la famille des Pupipares. Appareil génital. Ann. des scien. nat. 1845. T. III.
6. —— Mém. prés. à l'Acad. de l'Inst. 1851.
7. B. J. Grassi, Progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Anatomia comparata di Tisanuri. Atti d. R. Acad. de Lincei. Cl. scien. e fis. Serie 4. IV. 1888.
8. R. Heymons, Die Entstehung der Geschlechtsdrüsen von Phyllodromia (Blatta) germanica L. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1891.
9. E. Korschelt, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 4. Heft. 1886.
10. R. Leuckart, Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen. Nach Beobachtungen an Melophagus ovinus. Halle 1858.
11. F. Leydig, Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. T. XXXIII. Dresden 1867.
12. —— Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb. 1889. Abth. f. Anat. III.
13. J. Lubbock, On the ova and pseudova of insects. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Vol. CXLIX. 1860.
14. C. S. Nitzsch, Die Familien der Thierinsekten (insecta epizoica als Prodromus einer Naturgeschichte derselben. Mag. der Entomologie von Germar und Zinken. Bd. III. 1818.
15. P. Lyonet, Recherches sur l'anatomie et les metamorphoses de differentes espèces d'insectes. Ouvrage posthume, publie par M. W. de Haan. 1832.
16. H. S. Pratt, Beiträge zur Kenntnis der Pupiparen. Archiv f. Naturgesch. Bd. LIII. 1893.
17. R. A. F. Réaumur, Mém. pour servir à l'hist. des Insect. V. 6. Paris 1742.
18. D. Sharp, The Cambridge Natural History. Insecta. 1895.
19. C. T. E. v. Siebold, Über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere. Müller's Archiv f. Anat. und Physiol. 1837.
20. A. Weismann, Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig 1864.
21. W. M. Wheeler, The embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morph. Vol. III. Boston 1889.
22. —— A Contribution to Insect Embryology. Journ. of Morph. Vol. VIII. Boston 1893.

Explanation of the Figures.

All of the figures except Fig. 2 were drawn with the aid of a camera lucida.

Abbreviations:

ant, antenna;
a.m.gl, Anterior milk-glands;
a.R, anterior ridge;
A, anus;
b.w, body-wall;
b.w.mus, body-wall muscles;
ch.pl, chitinous plate;
dis.fol.ce, disintegrating follicular epithelium;
d.vag.mus, dorsal vaginal muscles;
eye, eye;
fol, follicle;
ger, germarium;
gr, groove;
head, head;
in.peri.cov, inner peritoneal covering, that around the ovarioles;
I, intestine;
lar, larva;
lar.A, larval anus;
lar.M, larval mouth;
lar.P, larval pharynx;
lar.S, larval stomach;
lar.sp, larval spiracles;
l.mus, longitudinal muscles;
med.ovi, median oviduct;
mem.ex, membrana externa;
mem.in, membrana interna;
mesoth, mesothorax;
metath, metathorax;
m.gl, milk-gland;
mus.sh, muscle-sheath;
mus.ton, muscular tongue;
n.ce, nutritive cells;
op.m.gl, opening of milk-glands;
ov, ovary;
ovar; ovariole;
ovi, oviduct;
o, ovum;
pa.ovi, paired oviduct;
peri.con, peritoneal connective tissue fibres;
peri.cov, peritoneal covering;
peri.mus, peritoneal muscle-fibres;
p.m.gl, posterior milk-glands;
p.R, posterior ridge;
p.t.mus, posterior transverse muscle-fibres;
prob, proboscis;
proth, prothorax;
r, rectum;
r.gl, rectal gland;
rec.sem, receptaculum seminis;
sper, spermatozoa;
sp, spiracles;
spur, spur;
tr, trachea;
tun.prop, tunica propria;
U, uterus;
v, vacuole;
vag, vagina;
v.vag.mus, ventral vaginal muscle-fibres;
vul, vulva.

Plate II.

Fig. 1. Ventral aspect of an adult female sheep-tick showing an outline of the genital tract with an egg in the uterus. × 9.

Fig. 2. The upper (dorsal) surface of the genital tract dissected from the animal's body. × 33.

Fig. 3. Sagittal section of the abdomen of a young female sheep-tick showing the position of the genital tract. The position of the dorsal vaginal

muscles (*d.vag.mus*) is represented by dotted lines. They would not appear in the section as they are paired organs. $\times$ 70.

Fig. 4. Sagittal section of the abdomen of an old female tick showing the uterus containing a full-grown larva. $\times$ 39.

Fig. 5. Portion of a cross-section of the abdomen of the tick showing a cross-section of the vagina with the surrounding organs. The plane of the section is marked in Fig. 3 by dotted line *. $\times$ 59.

Fig. 6. Portion of a cross-section of the abdomen through the chitinous plate between the vulva and the anus. The plane of the section is marked in Fig. 3 by dotted line †. $\times$ 59.

Plate III.

Fig. 7. Branched muscle-fibres dissected from the wall of the uterus. $\times$ 875.

Fig. 8. The anterior pair of milk-glands and the proximal portions of the posterior pair. $\times$ 130.

Fig. 9. Cross-section of the extreme proximal ends of the two pairs of milk-glands showing them bound together by muscle-fibres. The plane of the section is marked in Fig. 8 by the dotted line *. $\times$ 340.

Fig. 10. Cross-section of the two pairs of milk-glands somewhat distad of the cross-section represented in Fig. 9 showing them no longer bound together by muscle-fibres. The plane of the section is represented in Fig. 8 by the dotted line †. $\times$ 340.

Fig. 11. Longitudinal section of the two ovaries the paired oviducts and the receptaculum seminis. *ovar.1* and *ovar.2*, the two ovarioles of each ovary; *fol.1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, *8*, the different follicles in the order in which they discharge their ova. $\times$ 78.

Fig. 12. Longitudinal section of a small ovary. *ovar.1* and *ovar.2*, the two ovarioles. $\times$ 200.

Fig. 13. Cross-section of the tip of an ovary showing the ends of the germaria by which the ovarioles are attached. $\times$ 200.

Fig. 14. Cross-section of the tip of an ovary distad of the germaria. $\times$ 200.

Fig. 15. View of the muscle-fibres of the ovary. $\times$ 340.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien.

Von

Hermann Männer

aus Weildorf in Baden.

Mit Tafel IV—VII.

Trotzdem die Entwicklung der Wirbelsäule der Reptilien schon oft Gegenstand der Untersuchung vieler Forscher war, so ist bis jetzt doch eine einheitliche Darstellung ihrer Entstehung nicht vorhanden. Namentlich fehlt noch eine genaue Beschreibung der Veränderungen im skeletogenen Gewebe, die zur Bildung eines Wirbels führen. Und doch gewinnen diese Vorgänge gerade durch das Auffinden der Intervertebralspalte von v. EBNER ein erhöhtes Interesse.

v. EBNER (2) fand an Ringelnatterembryonen, dass das Sklerotom durch eine feine Spalte, die von der Mitte der Muskelplatte nach einwärts gegen Chorda und Rückenmark hinzieht, in zwei Abtheilungen zerlegt wird, wovon die vordere das segmentale Ganglion enthält. Sie ist am besten zu sehen auf Frontalschnitten in der Höhe der Spinalganglien bis zur Höhe der Chorda. Er nennt sie Intervertebralspalte, weil sie der Lage nach den Grenzen der späteren Wirbel entspricht. Damit sei die Neugliederung der Wirbelsäule im Sinne REMAK's schon gegeben. Es sei nur die REMAK'sche Lehre in dem Punkte zu berichtigen, dass die Neugliederung nicht aus einem gleichförmigen Blastem der Urwirbel hervorgehe, sondern fortlaufend streng gegliedert vor sich gehe. Bezüglich der Herkunft dieser Spalte hat v. EBNER an Hühnerembryonen beobachtet, dass sie ursprünglich eine direkte Fortsetzung der Urwirbelhöhle nach innen ist, durch die Sonderung des Urwirbels in einen muskelbildenden und skelettbildenden Theil ihre ursprüngliche Verbindung verliert und schließlich durch das Wachsen des Sklerotoms ganz verschwindet. v. EBNER hat die

Intervertebralspalte auch an Eidechsen-, Hühner-, Mäuse- und Fledermausembryonen gefunden.

Corning (1) bestätigt an Blindschleichenembryonen das Vorhandensein von der Intervertebralspalte, bestreitet aber, dass mit der dadurch bedingten, sekundären Gliederung des Sklerotoms auch schon die Wirbelanlage gegeben sei. Nach ihm sind die frühesten Anlagen des Achsenskelettes diejenigen der Querfortsätze und oberen Bogen, erst durch die Verschmelzung der Basen wird die Anlage des Wirbels im Sklerotomgewebe gebildet. Schon in früher Zeit ist die Segmentirung der Wirbelsäule angedeutet durch die Chordaeinschnürungen, die sich intervertebral entsprechend den Resten der Urwirbelhöhle vorfinden. Die Neugliederung der Wirbelsäule sei so zu verstehen, dass sich die erste Anlage des Achsenskelettes peripher zwischen den Myomeren entwickelt. Diese Anlagen verbreiten sich medianwärts und erhalten so durch die Verbreiterung ihres Ansatzes an die Chorda eine höhere Bedeutung für die Stützfunktion. Durch die Segmentirung der Wirbel werde die Verschiebung der letzteren im Anschluss an die Muskelaktion ermöglicht, und die »Neugliederung der Wirbelsäule« sei gegeben.

Collmann (11) bestätigt auch für menschliche Embryonen das Vorhandensein einer Intervertebralspalte, die durch das Austreten des Urwirbelkernes aus dem Myocoel entstehe. Sie diene zur Aufnahme der metameren Nerven und Gefäße. Der Ausdruck Neugliederung der Wirbelsäule sei fallen zu lassen, da die Entwicklung kontinuirlich aus den Urwirbeln vor sich gehe und statt dessen Verschiebung einzuführen.

v. Ebner (3) wendet sich in einer weiteren Arbeit gegen Corning. Die Bogen werden nicht früher als der Körper angelegt. Zuerst erscheine im Wirbelkörper Knorpelgewebe, erst später im Bogen. Die von Froriep (7) bezeichneten »primitiven Bogen« seien embryonale Anlagen, die mit einem späteren Skelettstück nicht in Beziehung gebracht werden können. Diese seien am besten als Vertebralstreifen zu bezeichnen. Die von Corning beschriebenen, primitiven Chordaeinschnürungen hätten keine bleibende Bedeutung und verschwinden. Die bleibenden Chordaeinschnürungen entwickeln sich erst später mit dem Beginn der Wirbelverknöcherung. Die Intervertebralspalte sei nicht identisch mit der Gelenkhöhle, der sie nur der Lage nach entspreche. v. Ebner wendet sich dann gegen Collmann. Die alternirende Metamerie der Muskeln und Wirbel beruhe nicht auf Verschiebungen, sondern sei nur durch eine Neugliederung im Sinne Remak's erklärbar.

O. Schultze (16) fand bei seinen Untersuchungen an Säugethierembryonen, dass das Sklerotom, das durch die Intersegmentalarterien scharf begrenzt ist, durch die Intersegmentalspalte (= Intervertebralspalte von v. Ebner's) in zwei Abschnitte zerfällt, einen schwach färbbaren vorderen Theil und einen stark färbbaren hinteren Theil. Der craniale, helle Theil enthält den Spinalnerven, der caudale, dunkle Theil ist die segmentale Anlage der Bogen. Von dieser Anlage wächst der primitive Wirbelbogen aus. Durch das dorsale Auswachsen des Sklerotoms wird auch entsprechend der Urgliederung die Membrana reuniens segmentirt. Durch das Emporwachsen der Bogenanlagen erscheint auf der segmentirten Membrana reuniens nochmals eine gleichmäßige, quere Segmentirung, in der also je zwei Segmente einem ursprünglichen Ursegment entsprechen. Eine weitere Veränderung, die sich an der primitiven Wirbelkörpersäule vollzieht, ist die, dass die einzelnen primitiven Wirbel in longitudinaler Richtung durch skeletogenes Vorknorpelgewebe, das als Chordamantel auftritt, sich verbinden. Die Wirbelsäule stellt nunmehr ein einziges einheitliches Gebilde dar, in dem der Process der Verknorpelung beginnt. Der Endeffekt ist immer die Neugliederung der Wirbelsäule, wobei im Allgemeinen die Verknorpelung im Bereiche der zwischen den primitiven Wirbelkörpern gelegenen skeletogenen Vorknorpelschicht beginnt und von hier immer mehr Substanz des primitiven Wirbelkörpers verknorpelt. Dorsaler und ventraler Wirbelbogen sind in keiner Weise an der Neugliederung betheiligt. Schließlich verknorpelt der ganze primitive Wirbelkörper, und die Wirbelsäule besteht aus einheitlichem hyalinen Knorpel. Das Ligamentum intervertebrale geht erst sekundär daraus hervor. Das Gelenk entsteht innerhalb des hyalinen Knorpels durch Spaltbildung.

Goette (6) führte ein ganz neues Moment in die Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule ein, nämlich die Zurückführung der einfachen Amphibien- und Amniotenwirbel auf Doppelbildungen. Nach ihm sind an dem sich entwickelnden Wirbel der primäre Wirbelkörper und die primären Wirbelbogen zu unterscheiden. Die sekundären, d. h. definitiven Wirbelkörper entstehen nicht nur aus der primären Wirbelkörperanlage, sondern auch aus den Basen der Bogen. Die Grenze ist in frühen Entwicklungsstadien deutlich ausgesprochen, später gleichen sich die geweblichen Unterschiede aus. Die Gliederung der primären Wirbelkörper ist frühzeitig ausgesprochen durch Verdickungen der Perichordalschicht. An diesen Intervertebralringen macht sich eine Reihe von Umbildungen geltend. Zunächst erscheint eine Rinne in der Mitte jeder Anschwellung. Im Boden der Rinne sieht man von vorn nach hinten verlaufende Faserzellen, die als Intervertebralligament aufgefasst werden müssen. Die intervertebrale Rinne wird bald von einem hellen Wulst ausgefüllt, der eine intervertebrale Verdickung des Perichondriums darstellt und später dem Intervertebralligament einverleibt wird. Die Gelenkbildung erfolgt in der Art, dass der Intervertebralring und Außenwulst unter Form- und Gewebsveränderung mit dem vorhergehenden Wirbelkörper als dessen Gelenkkopf verschmelzen, während die Pfanne aus dem hinteren ursprünglichen Wirbelkörper hervorgeht. Bei der Untersuchung der oberen Bögen fand Goette an der Schwanzwirbelsäule von Lacerta wie Anguis Erscheinungen, die auf eine frühere Verdoppelung der Bogen in jedem Segment hinweisen. Bei Lacerta viridis sind hinter den vorderen Bogen an jedem Segment noch Rudimente von hinteren Bögen vorhanden. Vordere und hintere Bogen umschließen zuerst eine Spalte, die später durch Verwachsung beider Bogenanlagen verschwindet. Die Entwicklung der caudalen Seitenfortsätze ist besonders bei Anguis ein indirekter Beweis für die ursprüngliche Doppelbildung der oberen Wirbelbogen, während die Entwicklung der letzteren selbst diesen Hinweis undeutlicher ergiebt als bei Lacerta. Doppelte Seitenfortsätze finden sich auch bei Embryonen von Ovis aries, Didelphys quica, Lepus cuniculus an den hinteren Wirbeln. Auf Grund dieser Befunde und einer sehr ausführlichen paläontologischen Untersuchung kommt Goette zu folgendem Schlussergebnis:

1) Die Bildung vollständiger Wirbel mit Wirbelbögen und Wirbelkörper beginnt in der Reihe der Amiaden wie in der Reihe der Stegocephalen und aller lebenden Digitaten mit der embolomeren Form, d. h. mit doppeltem Wirbel in jedem Segment.

2) Die Verwandlung dieser Doppelwirbel in einfache Wirbel erfolgt mittels ihrer paarweisen Verschmelzung, nachdem mehr oder weniger beide Wirbel (Ganoiden) oder vorherrschend der hintere von ihnen sich zurückgebildet hat (Digitaten).

3) Die rhachitome Wirbelform ist weder eine ursprüngliche noch eine selbständige Erscheinung, sondern nur eine Übergangsstufe in jenem Verwandlungsprocess.

4) Die Hauptbedeutung des embolomeren Ursprunges der Wirbel liegt für die Digitaten in der Vererbung gewisser Reste der Doppelbildung, nämlich der Bogen und Seitenfortsätze und Rippen, deren bleibende Formen theilweise nur daraus zu verstehen sind.

Trotzdem also die Litteratur über die Entwicklung der Wirbelsäule eine sehr reichhaltige ist, gehen die Ansichten über das Problem der Wirbelbildung doch noch sehr aus einander, hauptsächlich wohl desshalb, weil bis jetzt eine zusammenhängende Darstellung der Umbildungen der Ursegmente zu den fertigen Wirbeln fehlt. Es konnte desshalb eine erneute Untersuchung, die vor Allem Werth darauf legte, die Veränderungen des Sklerotoms bis zur Bildung eines Wirbels in allen seinen Theilen zu verfolgen, nur von Vortheil sein.

Untersuchung.

Die Untersuchung fand an Embryonen von Tropidonotus natrix, Coronella laevis, Lacerta agilis und Anguis fragilis statt. Um alle Entwicklungsstadien zu erhalten, wurden die Eier der nicht lebendig gebärenden Thiere unter möglichst natürlichen Bedingungen zur Ausbrütung gebracht. So war es möglich von jedem einzelnen Thier die Entwicklung von der Abgliederung der Ursegmente bis zum ausgebildeten Wirbel kontinuirlich zu verfolgen. Die Härtung und Fixirung der Embryonen geschah meist mit Sublimat, gefärbt wurde mit Hämalaun, seltener mit Boraxkarmin, weil es mir auf eine möglichst gleichmäßige Färbung ankam. Zu besonderen Zwecken wurde auch mit FLEMING'schem Gemisch fixirt und dann mit Safranin gefärbt. Wenn die Embryonen stark aufgerollt waren, so wurde die eine Hälfte parallel zur Spiralachse geschnitten, wodurch ich Horizontal- und Transversalschnitte bekam, während die andere Hälfte der Spirale in Sagittalschnitte zerlegt wurde. Die Schnittdicke betrug 10 und 15 μ; die einzelnen Schnitte wurden in lückenloser Serie aufgeklebt. Zur Kontrolle wurden von jedem Entwicklungsstadium Horizontal-, Sagittal- und Transversalschnitte angefertigt.

Da sich bei den Reptilien in den Entwicklungsvorgängen der skeletogenen Schicht, die zur Bildung der Wirbelsäule führen, Verschiedenheiten geltend machen, so bespreche ich die untersuchten Thiere in drei Reihen. Die erste Reihe vertritt Tropidonotus natrix, in der zweiten Reihe stellte ich Coronella laevis, Anguis fragilis und Lacerta agilis zusammen, die bei den Sklerotomveränderungen Übereinstimmung zeigen, und in der dritten Reihe bespreche ich die Entstehung der Schwanzwirbelsäule von Lacerta agilis und Anguis fragilis.

Tropidonotus natrix.

Die neueren Autoren wie COLLMANN, V. EBNER, RABL etc., die sich mit der Frage der Herkunft des skeletogenen Gewebes beschäftigt haben, stimmen darin überein, dass die Sklerotome aus den Ursegmenten entstehen. Die Ursegmente erscheinen zunächst nach ihrer Abgliederung mit einer dichten Zellenmasse erfüllt. Die innere Wand eröffnet sich nahe der inneren, unteren Ursegmentkante, und die Zellen ergießen sich nach außen. Ein derartiges Stadium veranschaulicht uns Fig. 1*a*. Man sieht wie die Zellen sich an der inneren, unteren Wand gelockert haben, einige Zellen haben bereits das Ursegment verlassen und schicken sich an, die Chorda dorsal und ventral zu umfassen. Die durch das Austreten des Ursegmentkernes entstandene Spalte setzt sich kontinuirlich in das Sklerotom fort und bleibt noch lange bestehen (Fig. 1*b*). v. Ebner, der sie zuerst gesehen hat, nannte sie ihrer späteren Bedeutung wegen Intervertebralspalte, während sie von Schultze (16) als Intersegmentalspalte bezeichnet wurde. An den so entstandenen Sklerotomen spielen sich nun bis zur Bildung der Wirbelsäule eine Reihe von Vorgängen ab, die man in drei Stadien zerlegen kann. Die einzelnen Entwicklungsabschnitte gehen selbstverständlich ohne Unterbrechung in einander über, und es sollen damit nur Anhaltspunkte für die Vergleichung der Umbildungen des Sklerotoms, die bei den verschiedenen Thieren zur Bildung der Wirbelsäule führen, gegeben sein.

Die erste Entwicklungsstufe entspricht den Fig. 1 und 2 von v. Ebner (2). Die einzelnen Sklerotome sind den Urwirbelgrenzen entsprechend gegenseitig scharf abgegrenzt einmal durch die interprotovertebralen Blutgefäße und dann durch die Einkerbung zwischen den Ursegmenten. Gegen Ende dieses Stadiums ist das Myotom in eine äußere und innere Lamelle geschieden und damit der Zusammenhang der Intervertebralspalte mit der Ursegmenthöhle verwischt. Die Intervertebralspalte ist nur wenig sichtbar und reicht bis zur Mitte des Sklerotoms. Die Zellen des Sklerotoms zeigen bereits eine Differenzirung. Sie stehen am dichtesten im lateralen Drittel und haben hier eine rundliche Form, während sie in der Nähe der Chorda ein ganz lockeres Gefüge aufweisen und oft mit Fortsätzen versehen sind. In der Chorda beginnt bereits die Vacuolenbildung. Auf Querschnitten sieht man, wie sich schon einzelne mit Fortsätzen versehene Zellen ringförmig um die Chorda gelagert haben. Dorsal erstreckt sich die Differenzirung im skeletogenen Gewebe bis zur Höhe der herabwachsenden Ganglien, ventral bis zur unteren Chordagrenze.

Fig. 2 zeigt uns Verhältnisse, wie wir sie als zweites Stadium der Sklerotomentwicklung bezeichnen können. Das Myotom hat noch die frühere Form des Ursegments, Somatopleura und Splanchnopleura sind aber nicht mehr deutlich von einander zu unterscheiden. Die Intervertebralspalte ist sehr deutlich sichtbar und reicht fast bis an die Chorda. Die Sklerotome, deren ursprüngliche Abgrenzung durch die Interprotovertebralgefäße und die Myotomgrenze scharf ausgesprochen ist, werden durch die Intervertebralspalte halbirt. Die beiden Abschnitte unterscheiden sich aber wesentlich durch ihre Färbbarkeit. Der caudale Theil des Sklerotoms ist mit rundlichen, dicht gedrängten Zellen erfüllt und erscheint ganz dunkel gefärbt, der craniale Theil enthält theils runde, theils mit Fortsätzen versehene Zellen, die mehr locker stehen, und hat ein helleres Aussehen. Die Farbenunterschiede erstrecken sich bis in die Nähe der Chorda. Der vordere, helle Antheil enthält in seinem lateralen Drittel dicht an der Grenze der Intervertebralspalte das segmentale Ganglion. Ventral hört mit dem Verschwinden der Intervertebralspalte in der Höhe der unteren Chordagrenze auch jede Differenzirung des Sklerotomgewebes auf. Nur ventral von der Chorda findet sich der Lage nach der Intervertebralspalte entsprechend ein verdichteter Zellstreifen, der gleichmäßig in die helle und dunkle Schicht übergeht. Diese Zellbrücke, die je ein rechtes und linkes Sklerotom mit einander verbindet, ist als die Anlage der hypochordalen Spange Froriep's (7) aufzufassen. Sie ist auch auf Querschnitten durch die Richtung der Kerne deutlich von der ringförmig angeordneten Perichordalschicht zu unterscheiden. Diese selbst erscheint jetzt als ein Zellenring von 5 μ Dicke. Sagittalschnitte zeigen, wie sich die beiden Sklerotomhälften gleichmäßig nach oben verjüngen. Den vorderen Antheil füllt das segmentale Ganglion fast ganz aus, so dass die Farbenunterschiede verwischt sind. Die Intervertebralspalte reicht bis zur Mitte der Höhe des Rückenmarkes. Dorsal davon deutet die hintere Grenze des Ganglion ihre Fortsetzung an. Über dem Ganglion sind beide Sklerotomtheile sehr zellreich. Trotzdem die beiden Schichten weder durch eine Intervertebralspalte getrennt noch durch einen Unterschied in der Färbbarkeit ausgezeichnet sind, ist deren Abgrenzung doch ganz gut möglich. In beiden Theilen schließen sich die Zellen koncentrisch zusammen und erscheinen so in gesonderten Zellenverbänden. Die Differenzirung des Sklerotomgewebes erstreckt sich dorsal bis zur Höhe der Ursegmentgrenze. Durch die verschiedene Ausbildung des Sklerotoms in eine helle und eine dunkle Hälfte ist im zweiten Stadium also bereits die verschiedene Bestimmung der beiden Schichten ausgesprochen.

Das dritte Stadium der Sklerotomentwicklung ist charakterisirt durch das Vordringen des Myotoms längs der Intervertebralspalte und der dadurch bedingten Umgestaltungen. Das Myotom (Fig. 3), das zu einer Platte von dreieckiger Form umgebildet ist, dringt mit der Spitze des Dreiecks längs der Intervertebralspalte vor und drängt dadurch wie ein Keil die Hälften zweier verschiedener Sklerotome gegen einander. Es wird so die Zellenmasse, die zur Bildung eines Wirbels bestimmt ist, genau abgegrenzt. Es ist immer der caudale, dunkle Theil eines Sklerotoms mit je dem cranialen, hellen Theil des nächstfolgenden Sklerotoms. Die verschiedene Färbbarkeit spricht aber schon dem nunmehr zum vorderen Theil gewordenen, dunklen Sklerotomantheil die Hauptbedeutung bei der Bogenbildung zu. Durch das Weiterwachsthum des Myotoms werden schließlich die lateralen Enden vollständig zusammengetrieben und erscheinen hier vereint (Fig. 3). Die Folge dieses gegenseitigen Ineinanderwachsen von Myotom und Sklerotom ist die, dass der dunkle Sklerotomantheil caudalwärts eine Neigung machen muss, wodurch er seine charakteristische Form als primitiver Wirbelbogen erhält. Damit bekommen wir einen Entwicklungszustand der Wirbelsäule, den man nach dem Vorgang Froriep's (7) als primitiven bezeichnen kann. Die Bedeutung jedoch, die Froriep diesem Zustand beilegt, stimmt hier nicht überein. Die eigentliche Grundlage des Achsenskelettes, die Chorda dorsalis, zeigt bereits seichte Einschnürungen in der Intervertebralgegend. Auch erscheint der primitive Wirbelbogen nur in seinem lateralen Drittel zwischen den Myotomen einheitlich, so dass man eigentlich von einer Stützfunktion gar nicht reden kann. In dem primitiven Wirbelbogen haben sich die Zellen gegen die Intervertebralspalte hin zusammengedrängt, so dass die dunkle Färbung nicht mehr die ursprüngliche Breite der hinteren Sklerotomhälfte einnimmt. Ihre Breite beträgt jetzt 35 μ, während sie vordem 60 μ betrug. Die primitiven Wirbelbogen erscheinen gegen die Chorda hin verjüngt; es macht den Eindruck, als ob sich einzelne Zellen abgezweigt hätten und zur Bildung der Perichordalschicht verwendet worden wären. Auch im ursprünglich hellen Antheil nehmen wir entlang der Intervertebralspalte und namentlich in der Nähe der Chorda eine dunklere Färbung wahr, sei es nun in Folge eigener Wachsthumsenergie oder sei es, dass die Zellen durch das Vordringen des Myotoms an dieser Stelle zusammengedrängt wurden. Die Intervertebralspalte ist fast gar nicht mehr sichtbar, durch das Abheben des primitiven Wirbelbogens in seiner Färbbarkeit ist aber die Grenze zwischen den ursprünglichen Sklerotomantheilen deutlich ausgesprochen. Bereits sieht man auch eine Wirbelkörperanlage, indem die Perichordalschicht in der Mitte zwischen den beiden Schichten zellreicher erscheint als das angrenzende Gewebe. Ventral der Chorda zeigt sich jetzt die hypochordale Spange als eine stark entwickelte Zellenbrücke, die in der Intervertebralgegend rechte und linke Seite mit einander verbindet. Sie verjüngt sich ventralwärts etwas, so dass sie wie ein zapfenförmiger Fortsatz der Perichordalschicht erscheint. Auf Querschnitten ist sie aber deutlich durch die Anordnung der Zellen von der Perichordalschicht getrennt. Diese selbst hat jetzt in vertebraler Gegend eine Breite von 15 μ, in der Intervertebralgegend eine solche von 18 μ. Sagittalschnitt Fig. 4 veranschaulicht uns die Verhältnisse dorsal von der Chorda. Der segmentale Muskel drängt die Sklerotomantheile mit dem Ganglion gegen das Rückenmark. Der Erfolg ist auch hier eine Neugliederung, indem je eine caudale und craniale Hälfte des benachbarten Sklerotoms zur Bogenbildung vereinigt werden. Da im Stamm des Neuralbogens das Ganglion die Stelle des hellen Antheils einnimmt, so kommt die Neugliederung nur in der Bogendachanlage zur Geltung. Die Grenzen des künftigen Bogens sind, trotzdem eine Intervertebralspalte fehlt, doch deutlich ausgesprochen. Die Differenzirung im Sklerotomgewebe ist gegen früher nur wenig nach oben gerückt.

Der Übergangszustand der primitiven Wirbelsäule zu der definitiven besteht darin, dass sich die durch das Vordringen des Myotoms einander genäherten Schichten mit einander vereinigen. Gleichzeitig machen sich in der Intervertebralgegend die Veränderungen bemerkbar, die zur Bildung von Gelenkkopf und Gelenkpfanne führen, und die von GOETTE ausführlich beschrieben worden sind. Kurze Zeit ist die Unterscheidung der beiden, zur Bogenbildung bestimmten Schichten noch möglich, da sich zwischen ihnen noch die Interprotovertebralgefäße befinden. Der helle Antheil ist aber sehr reducirt, er erscheint nur als ein Zellstreifen von 8 μ Breite, so dass sein Beitrag zur Rippen- beziehungsweise Querfortsatzbildung völlig außer Acht gelassen werden kann. Nur in der Nähe der Chorda bleibt auch diese Schicht sehr zellreich. Bald aber verschieben sich die Gefäße in Folge der Wachsthumsvorgänge caudalwärts und erscheinen jetzt als die Intercostalarterien. Die beiden Schichten vereinigen sich vollständig, indem sie den Wirbelkörper seitlich einfassen, ein Vorgang, der bisher als »Verbreiterung der Bogenbasen« bezeichnet wurde. Das seitliche Bogenstück erscheint jetzt einheitlich. Nun ist auch der Wirbelkörper vollständig angelegt. Er besteht aus der Bogenbase und dem perichordalen Faserring. Da der Bogenantheil rundliche Zellen besitzt, während die Perichordalschicht faserige Struktur aufweist, so ist die Unterscheidung beider leicht möglich. Querschnitte zeigen, dass der Wirbelkörper dorsal und ventral von der Chorda fast nur von der Perichordalschicht gebildet wird. Der intervertebrale Theil der Bogenanlage ist zu einem Faserring umgewandelt. Diesem liegt ventral die hypochordale Spange an. Die Zellenmasse erscheint jetzt mächtig entwickelt und steht mit der Bogenanlage noch in Verbindung. Im Neuralbogen sind gegen früher keine wesentlichen Veränderungen bemerkbar.

Unterdessen ist auch schon der definitive Zustand der Wirbelsäule erreicht. Im Wirbelkörper und zwar in der Perichordalschicht ist Knorpel aufgetreten. Der Verknorpelungsprocess greift rasch um sich, nur dorsal von der Chorda bleibt das Fasergewebe noch länger bestehen, so dass der Wirbelkörper eine oben offene, knorpelige Halbröhre darstellt. Bald darauf erscheint auch der Neuralbogen verknorpelt und zwar zuerst in dem Theil, der der dunklen Sklerotomschicht entspricht. Von hier greift der Verknorpelungsprocess auf die dem hellen Antheil entsprechende Zellenmasse im Bogendach und der Bogenbase über. Der Intervertebralwulst ist jetzt mächtig entwickelt, die hypochordale Spange aber erscheint fast ganz reducirt. Die Zellenmasse ist offenbar zur Bildung des Gelenkwulstes verwendet worden. Endlich ist der Wirbel in allen seinen Theilen verknorpelt, und der Intervertebralwulst hat sich in Gelenkkopf und Gelenkpfanne gesondert. Nur dorsal über dem Rückenmark ist der Neuralbogen noch nicht knorpelig geschlossen, erst später, wenn im Wirbelkörper schon der Verknöcherungsprocess um sich greift, erscheint auch das Bogendach mit dem Dornfortsatz völlig verknorpelt. Die Bildung der Gelenkfortsätze erfolgt in der Art, wie es schon beschrieben ist. In dem so in allen seinen Theilen fertig gestellten Wirbel beginnt nun der Process der Verknöcherung.

Die Entwicklung der Wirbelsäule bei Tropidonotus natrix zeigt große Ähnlichkeit mit der bei Säugethieren, wie sie von Schultze (16) und Froriep (8) beschrieben worden ist. Die helle Sklerotomhälfte weist aber zwei verdichtete Zellpartien im Bereiche der Bogenbase und Bogendachanlage auf, so dass diese Theile im Gegensatz zu den Säugethieren aus den Hälften zweier verschiedener Sklerotome zusammengesetzt erscheinen. Auch erfolgt die Entwicklung der Wirbelsäule bei Trop. natrix immer streng gegliedert, während bei den

Säugethieren die Wirbelkörperanlage nach SCHULTZE aus einem ungegliederten Blastem hervorgeht.

Coronella laevis, Anguis fragilis und Lacerta agilis.

Die Entwicklung der Wirbelsäule zeigt bei diesen Thieren große Übereinstimmung. Ich werde, um Wiederholungen zu vermeiden, nur die von Tropidonotus abweichenden Verhältnisse beschreiben.

Zunächst finden wir hier denselben Zustand, wie wir ihn bei Tropidonotus natrix als erstes Stadium bezeichnet haben. Die Sklerotome sind durch die interprotovertebralen Gefäße, die in einem hellen Zwischengewebe eingebettet sind, deutlich von einander abgegrenzt. Die Intervertebralspalte reicht bis zur Mitte des Sklerotoms. Die Zellen stehen im lateralen Drittel am dichtesten, gegen die Chorda hin nehmen sie an Dichtigkeit gleichmäßig ab. Die Differenzirung des Sklerotomgewebes reicht ventral bis zur Höhe der unteren Chordagrenze, dorsal bis zur Mitte des Ursegmentes.

Fig. 5 giebt uns ein Bild, wie wir es als Übergang vom zweiten zum dritten Stadium bezeichnen können. Es entspricht annähernd der Fig. 2 von Tropidonotus. Im zweiten Stadium, wo das Myotom noch die Form des Ursegmentes hat, zeigen sich ganz andere Verhältnisse als bei Tropidonotus. Die Intervertebralspalte, die sehr deutlich ausgeprägt ist und fast bis an die Chorda reicht, theilt das Sklerotom wieder in eine vordere und hintere Hälfte. Die Zellen stehen aber in beiden Theilen am dichtesten an der Grenze der Intervertebralspalte. Von hier aus nimmt die Färbbarkeit gegen die interprotovertebralen Gefäße gleichmäßig ab. Die Blutgefäße selber sind in einem hellen Zwischengewebe eingebettet. In der vorderen Sklerotomhälfte dicht an der Grenze von der Intervertebralspalte und Myotom liegt das segmentale Ganglion. Ventral der Chorda verbindet wieder ein Zellstreifen in der Intervertebralgegend die rechte und linke Hälfte, indem die Zellen gleichmäßig in die vordere und hintere Sklerotomhälfte übergehen. Dorsalwärts füllt das Ganglion den vorderen Sklerotomantheil völlig aus. Die sonstigen Verhältnisse stimmen mit Tropidonotus natrix überein. Hier wird also im zweiten Stadium das Sklerotom nicht in eine helle und dunkle Hälfte geschieden, man kann hier nur von einer ganglionhaltigen und ganglionfreien Sklerotomschicht reden.

Das Myotom bildet sich wieder zu einer Platte von annähernd dreieckiger Form um (Fig. 5). Durch das Vordringen mit der Spitze des Dreiecks längs der Intervertebralspalte veranlasst es eine Neugliederung des skeletogenen Gewebes. Damit treten wir in das dritte Stadium der Sklerotomentwicklung. Fig. 6 entspricht der Fig. 3 von Tropidonotus. Durch das Wachsthum des Muskels und der Sklerotomhälften ist wieder die charakteristische Neigung der Bogenanlagen zu Stande gekommen, und wir haben einen Zustand erhalten, der dem primitiven Wirbel FRORIEP's entspricht. Der Ausdruck ist aber in der Bedeutung, wie ihn FRORIEP braucht, hier nicht anwendbar. Da die zu einer Wirbelanlage bestimmten Sklerotomhälften bereits eine Verschiedenheit in ihrer Ausbildung aufweisen, so nenne ich, um die Beschreibung nicht so schwerfällig zu gestalten, den Theil, der der caudalen Hälfte eines Sklerotoms entspricht, Hauptbogenanlage, und den Theil, der der cranialen Hälfte des nächstfolgenden Sklerotoms entspricht, Nebenbogenanlage. In der Hauptbogenanlage stehen die Zellen viel enger, und die dunkle Färbung nimmt einen viel breiteren Raum ein, so dass sie deutlich als die Hauptanlage des seitlichen Bogentheils erscheint. Haupt- und Nebenbogenanlagen sind an ihren lateralen Enden mit einander vereint. In der Mitte befinden sich zwischen ihnen die Interprotovertebralgefäße und ein helles Mesoblastgewebe. Die Intervertebralspalte reicht nicht mehr ganz bis in die Nähe der Chorda. In der Intervertebralgegend geht die Nebenbogenanlage ununterbrochen in die nächstfolgende Hauptbogenanlage über. Die hypochordale Spange ist stark entwickelt. Dorsalwärts verjüngen sich beide Bogenanlagen gleichmäßig. In der Höhe des Rückenmarkes nimmt das Ganglion fast den ganzen Raum der Nebenbogenanlage ein (Fig. 7). Die Sklerotomgrenze ist durch das Blutgefäß und die Anordnung der Zellen deutlich ausgesprochen. Wie man sich auf Sagittalschnitten überzeugen kann, entspricht die hintere Grenze des Ganglion der Stelle der Intervertebralspalte. Es werden also auch hier durch den vordringenden Muskel ganz die gleichen Verhältnisse wie im seitlichen Bogentheil geschaffen. Die Breite der Hauptbogenanlage beträgt 40 μ, die der Nebenbogenanlage 10 μ, wesswegen man in Höhe des Ganglion letztere ganz außer Acht lassen kann. Dorsal von dem Ganglion zeigen sich wieder wie bei Tropidonotus beide Sklerotomhälften gleich ausgebildet.

Fig. 8 giebt uns eine weitere Entwicklungsstufe. Das Myotom ist weiter vorgedrungen, Haupt- und Nebenbogenanlage haben sich gegen früher mächtig entwickelt. Erstere ist in der Nähe der Blutgefäße 45 μ breit, letztere 25 μ. Die beiden Bogenanlagen haben sich einander noch mehr genähert, lateral sind sie ganz vereinigt, in der Mitte zeigt eine feine Spalte die Trennung noch an, medial trennt beide noch ein helles Zwischengewebe. Die interprotovertebralen Gefäße verschieben sich eben caudalwärts durch die Nebenbogenanlage hindurch. Einzelne Gefäße befinden sich mitten in der Nebenbogenanlage, die Arterie erscheint schon als Intercostalarterie. Im weiteren Verlauf der Entwicklung vereinigen sich Haupt- und Nebenbogenanlage sowohl im seitlichen als auch dorsalen Bogenstück vollständig, es kommt unter Rückbildung der hypochordalen Spange zur Ausbildung der Gelenkanlagen, und der Wirbel wird in allen seinen Theilen vollständig angelegt. Unterdessen hat auch schon der Verknorpelungsprocess begonnen.

Bei Anguis erscheinen die Verhältnisse in geringem Grade modificirt. Wie schon aus den Abbildungen von Corning (1) hervorgeht, verschwindet in der Nebenbogenanlage in der Nähe der Blutgefäße der Zellenreichthum, wahrscheinlich in Folge der Verschiebung der interprotovertebralen Gefäße. Die Nebenbogenanlage erscheint daher in der Mitte unterbrochen. Sonst herrscht in der Entwicklung völlige Übereinstimmung.

Die Entwicklung der Wirbelsäule bei diesen Thieren unterscheidet sich also von derjenigen bei Tropidonotus natrix im Wesentlichen dadurch, dass bei ihnen die vordere Sklerotomhälfte vom zweiten Stadium an sehr ausgebildet ist, nach der Neugliederung des skeletogenen Gewebes als Nebenbogenanlage erscheint und endlich mit der Hauptbogenanlage vollständig verschmilzt.

Entwicklung der Schwanzwirbelsäule von Lacerta agilis und Anguis fragilis.

Die ungleichartige Ausbildung der vorderen, ganglienhaltigen Sklerotomhälfte bei den Reptilien und die dadurch bedingte, verschiedene Betheiligung am Wirbelaufbau führte mich zu der Vermuthung, ob diese Verhältnisse nicht im Zusammenhang mit der Zweitheiligkeit des Wirbels stehen. Ich untersuchte desshalb die Entwicklung der Schwanzwirbelsäule von Lacerta agilis und Anguis fragilis, von denen Goette am fötalen Skelett Reste der Zweitheiligkeit des Wirbels nachgewiesen hat. Bei Anguis haben wir in der Schwanzwirbelsäule doppelte Seitenfortsätze, bei Lacerta doppelte Bogen an einem Wirbel, die nachher verschmelzen.

Über die Herkunft des Sklerotoms und das Entstehen der Intervertebralspalte gelten die für den Rumpf beschriebenen Verhältnisse.

Das erste Stadium stimmt mit dem ersten Stadium der Sklerotomentwicklung im Rumpf überein. Die stärkste Zellanhäufung findet sich im lateralen Drittel, die Färbbarkeit nimmt gegen die Chorda hin ab. Die Intervertebralspalte reicht bis zur Mitte des Sklerotoms. Im weiteren Verlauf machen sich in der Entwicklung der Schwanzwirbelsäule Verschiedenheiten zwischen Anguis und Lacerta geltend, und sie bedürfen desshalb einer gesonderten Besprechung.

Anguis.

Im zweiten Stadium finden wir auch hier wie im Rumpf die dichteste Zellanhäufung zu beiden Seiten der Intervertebralspalte. Diese reicht fast bis an die Chorda. Fig. 9 stellt einen Sagittalschnitt dar, der cranial mehr medial getroffen ist wie caudal und orientirt uns am besten über die bestehenden Verhältnisse. Zunächst fällt einem die ungleichartige Entwicklung der beiden Sklerotomhälften in die Augen. Die ganglienhaltige, vordere Schicht zeigt eine viel stärkere Ausbildung wie die ganglienfreie, hintere, indem die verdichtete Zellpartie viel weiter ventralwärts reicht. Mehr medial in der Nähe der Chorda hört die Differenzirung in den Sklerotomschichten wieder in gleicher Höhe auf. Eine Vergleichung der Schnittserie ergiebt, dass der verlängerte Abschnitt der vorderen Sklerotomhälfte die Anlage der Hämapophysen ist. Ventral der Chorda sieht man in gleichen Abständen eine kleine Verdichtung des Gewebes, die hypochordale Spange. In der Höhe des Rückenmarkes nimmt das Ganglion nicht mehr den ganzen Raum der vorderen Sklerotomhälfte ein, es bleibt zwischen Ganglion und Sklerotomgrenze eine 20 μ breite Zellschicht übrig. Dorsal von dem Ganglion zeigen wieder beide Sklerotomhälften die gleiche Ausbildung.

Fig 10 veranschaulicht uns die Verhältnisse im dritten Stadium. Das Myotom ist längs der Intervertebralspalte vorgedrungen und hat dadurch wieder die Hälften zweier verschiedenen Sklerotome auf einander gedrängt. Die nunmehr zur Anlage des Bogens gekennzeichneten beiden Schichten sind ziemlich gleich entwickelt. Sie zeigen die stärkste Zellanhäufung da, wo sie der Perichordalschicht aufsitzen, an ihren Enden sind sie sehr reducirt, es stehen zwischen den Myotomen die Zellen ganz vereinzelt. Die hypochordale Spange ist nur ganz schwach entwickelt. Die Hämalbogen zeigen noch die gleiche Lage, indem sie durch die Richtung der Kerne deutlich von der Perichordalschicht getrennt sind. Ihre Bogenenden haben sich ventral vereinigt und umschließen jetzt die Gefäße. In der Höhe des Rückenmarkes herrschen im Wesentlichen noch die gleichen

Verhältnisse wie im zweiten Stadium, nur dass sich die Differenzirung im Sklerotomgewebe weiter nach oben erstreckt. Auch sind durch das Wachsthum des Muskels die Sklerotomschichten mit dem Ganglion an das Rückenmark herangedrängt worden. Man kann jetzt auch hier in Folge dessen eine vordere und hintere Bogenanlage zwischen den Ganglien unterscheiden. Die hintere Bogenanlage aber hat in der Höhe des Ganglion nur die halbe Länge der vorderen Bogenanlage.

Im weiteren Verlauf drängen sich die Zellen in den Bogenanlagen noch mehr zusammen. In dem seitlichen Bogenstück vereinigen sich die Bogenanlagen zunächst nur an ihren Enden. Es bleibt zwischen ihnen ein heller Zwischenraum an Stelle der interprotovertebralen Gefäße, die sich caudalwärts verschoben haben. Die Verlagerung der Gefäße kommt dadurch zu Stande, dass sich die Bogenanlagen bei dem Längenwachsthum des Wirbels nach vorn und zugleich nach oben verschieben. So kommt es, dass die vereinigte Bogenanlage dem Vorderende des Körpers aufsitzt. Unterdessen hat sich auch der Wirbelkörper schon in Knorpel umgewandelt. Kurz darauf erscheint in der vereinigten Bogenanlage und zwar in dem Theil, der der vorderen Bogenanlage entspricht, Knorpelgewebe. Von hier aus greift der Verknorpelungsprocess rasch auf die hintere Bogenanlage und die Bogendachanlage über, und der ganze Bogen erscheint einheitlich. Die ursprüngliche Grenze deutet aber noch eine Einsenkung am Wirbelbogen an, wie sie GOETTE Fig. 17 und 23 abgebildet hat. Auch die Hämalspange, die ihre ursprüngliche Lage beibehalten hat, hat sich selbständig in Knorpel umgewandelt und sitzt dem hinteren Wirbelkörperende auf.

Die Sklerotomentwicklung der Schwanzwirbelsäule unterscheidet sich also im Wesentlichen dadurch von dem Rumpfe, dass die vordere, ganglienhaltige Sklerotomhälfte von Anfang an durch die Anlage der Hämapophysen eine stärkere Ausbildung zeigt als die hintere und dass sie zur Bogenbildung eben so viel Zellenmaterial liefert wie diese, abgesehen von dem Theil, wo das Ganglion seine Lage hat, das die Entwicklung an dieser Stelle hemmt.

Lacerta.

Während die Entwicklung der Schwanzwirbelsäule im ersten Stadium mit Anguis übereinstimmt, machen sich im zweiten Stadium bemerkenswerthe Verschiedenheiten geltend (Fig. 11). Die durch die Intervertebralspalte halbirten Sklerotomabschnitte zeigen in Bezug auf ihre Färbbarkeit keine Verschiedenheiten. Sie sind gleichmäßig in ihrer Ausdehnung mit stark tingirbaren Zellen von meist rundlicher Form erfüllt. Nur in der Nähe der Interprotovertebralgefäße zeigen die Zellen mehr lockere Beschaffenheit, so dass die Ursegmentgrenze durch einen hellen schmalen Zellstreifen im skeletogenen Gewebe deutlich ausgeprägt ist. In dem vorderen Abschnitt befindet sich wieder das segmentale Ganglion.

Fig. 12, eine etwas ältere Entwicklungsstufe, zeigt uns die Verhältnisse ventral der Chorda. Cranialwärts ist die Chorda noch getroffen worden, caudalwärts fällt der Schnitt unter die Chorda. Die Intervertebralspalte ist nicht mehr deutlich sichtbar, aber noch angedeutet. Eine Vergleichung der Schnittserie ergiebt, dass die stark hervortretende, dunkle Schicht die vordere Sklerotomhälfte ist. Die Perichordalschicht ist durch die Richtung der Zellen deutlich von dem Bogengewebe unterschieden. In der Mitte zwischen Perichordalschicht und Myotom sieht man in dem vorderen Sklerotomabschnitt einen rundlichen Zellenkomplex. Es ist die Anlage der Hämapophyse, die auch hier wieder von dem ganglienhaltigen vorderen Sklerotomantheil ausgeht. Die hypochordale Spange ist sehr schwach entwickelt. Dorsal nimmt das Ganglion, das sehr wenig ausgebildet ist, nicht den ganzen vorderen Sklerotomabschnitt ein, es besteht zwischen Ganglion und Sklerotomgrenze eine Zellschicht von mehr als der halben Breite der hinteren Sklerotomhälfte.

Fig. 13 zeigt uns die Verhältnisse im dritten Stadium der Sklerotomveränderungen im Schwanztheil. Das Myotom hat die Form einer ungleichen Spindel. Durch das Vordringen des einen Muskelbauches längs der Intervertebralspalte kommt die Neugliederung des skeletogenen Gewebes zu Stande. Da der Muskel hier im Gegensatz zum Rumpf nicht die Form eines spitzwinkligen Dreiecks hat, so können sich die Zellen des Sklerotoms auch nicht zwischen die Myotome hineindrängen, und sie werden desshalb nach der Chorda hin und zugleich auch dorsalwärts gedrängt. Im weiteren Verlauf findet man in Folge dessen auf Schnitten, die die Chorda treffen, kein Bogengewebe mehr. Die nunmehr zur Bildung eines Bogens bestimmten Sklerotomhälften zeigen in Bezug auf ihren Zellenreichthum die gleiche Ausbildung. Beide sind gleichmäßig in ihrer ganzen Ausdehnung mit dicht gedrängten, stark tingirbaren Zellen von rundlicher Form erfüllt. In der Nähe des segmentalen Ganglion stehen sie etwas lockerer und sind oft mit Fortsätzen versehen. Die hypochordale Spange ist nur wenig entwickelt, die Anlagen der Hämapophysen haben sich ventral von den Gefäßen vereinigt. Fig. 14 zeigt uns die Verhältnisse in der Höhe des Rückenmarkes. Das Ganglion befindet sich dicht an dem Rückenmark und trennt dadurch die zur Bogenbildung bestimmte Zellenmasse ab. Diese selbst lässt durch die Lage der Blutgefäße, durch die Myotomgrenze und durch die Richtung der Zellen die Zusammensetzung aus der hinteren Sklerotomhälfte und aus der vorderen Hälfte des dahinter folgenden Sklerotoms deutlich erkennen. Eine Vergleichung der Fig 7 und Fig. 14 zeigt den Unterschied zwischen Rumpf und Schwanz deutlich. Beide Schnitte zeigen das gleiche Stadium und sind ungefähr in der gleichen Höhe getroffen. Die Hauptbogenanlage hat im Rumpf eine Breite von 40 μ, die entsprechende vordere Bogenanlage im Schwanze 42 μ, die Nebenbogenanlage im Rumpf 10 μ und die entsprechende hintere Bogenanlage im Schwanze 36 μ. Die Zellen in der vorderen Bogenanlage haben sich bereits ringförmig zusammengeschlossen und deuten dadurch den Übergang in Knorpelgewebe an.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung werden die Bogenanlagen durch das Myotom noch mehr dorsalwärts verschoben. Die Perichordalschicht ist in der Wirbelkörperanlage völlig verknorpelt. Nunmehr hat sich auch im Bogen Knorpel gebildet und zwar zuerst im Stamm der hinteren Bogenanlage (Fig. 15). Die hintere Bogenanlage erscheint jetzt in einer Dicke von 4—5 Zellenlagen und füllt den Raum zwischen vorderen Bogen und dem Ganglion völlig aus. Das Längenwachsthum des Bogens erfolgt also im Wesentlichen auf ihre Kosten. Nunmehr haben sich auch die Bogenanlagen dorsal geschlossen, eine Abgrenzung der Sklerotomantheile ist nicht mehr möglich, da das Ganglion fehlt. Doch lässt sich nur an der dichteren Lage der Zellen und der Lagebeziehungen zu der Myotomgrenze die der vorderen Bogenanlage entsprechende Zellenmasse erkennen. Im weiteren Verlauf greift der Verknorpelungsprocess vom Stamm der vorderen Bogenanlage auf das Bogendach über. Im Stamm der hinteren Bogenanlage erfolgt aber ungefähr in der Mitte zwischen vorderen Bogen und Ganglion ein gesonderter Verknorpelungsprocess, der allmählich von der Basis dorsalwärts fortschreitet (Fig. 16). Auf solche Weise erhält man von macerirten Skeletten Bilder, wie sie GOETTE Fig. 18 abgebildet hat. Durch Fortschreiten des Verknorpelungsprocesses vereinigen sich schließlich vordere Bogen und Bogendach mit dem hinteren Bogen zu einer einheitlichen Bogenplatte, deren ursprüngliche Grenze aber noch durch Furchenbildung an den Seiten zu erkennen ist (Fig. 17). Im Bogendach selbst erscheint der

Knorpel einheitlich. Die Hämapophysen verknorpeln selbständig, sie haben sich etwas caudalwärts verschoben und sind dem Intervertebralgelenk angefügt.

Die Entwicklung der Schwanzwirbelsäule unterscheidet sich also auch bei Lacerta dadurch wesentlich von dem Rumpf, dass die vordere, ganglienhaltige Schicht sehr stark ausgebildet ist. Nach Vereinigung der beiden Sklerotomhälften macht sich im Schwanz im Stamm der hinteren Bogenanlage ein gesonderter Verknorpelungsprocess geltend. Das Längenwachsthum des Bogens erfolgt wesentlich auf Kosten der hinteren Bogenanlage, wesswegen die vordere Bogenanlage auch viel breiter erscheint. Dadurch kommt es, dass der vereinigte Bogen dem Vorderende des Wirbelkörpers aufsitzt.

Entwicklung von Atlas und Epistropheus.

In der Nacken- und Occipitalregion machen sich in frühen Stadien die gleichen Verhältnisse geltend wie im Rumpf. Die Occipitalanlage ist noch deutlich durch die Intervertebralspalte von der Bogenanlage des Atlas getrennt (Fig. 18 *is*). In der Occipitalregion selbst aber fehlt eben jedwede Spur einer Gliederung. Es lassen sich vier Ursegmentrudimente nachweisen, die beiden ersten erscheinen aber verschmolzen. Das Ganglion der ersten und zweiten Cervicalnerven ist mächtig entwickelt. Die drei ersten Sklerotome des Halses sind an ihrem ventralen Ende etwas caudalwärts geneigt. Fig. 19, ein älteres Stadium, giebt uns über die Verhältnisse ventral der Chorda Aufschluss. Die Wirbelkörper sind deutlich angelegt. Die hypochordalen Spangen erscheinen als eine mächtige Zellenlage von zapfenförmiger Form dem Intervertebralwulst angefügt. Die Schnittserie ergiebt, dass sie gleichmäßig in die durch die Intervertebralspalte getrennten Sklerotomhälften übergehen. Sie sind viel bedeutender entwickelt als in der Brustregion, auch sind sie hier stark caudalwärts geneigt. Die Entwicklungsvorgänge, die nun zur Bildung von Atlas und Epistropheus führen, sind in den Grundzügen ganz die gleichen, wie sie Froriep (7) ausführlich für die Entwicklung beim Hühnchen beschrieben hat. Sie erscheinen hier nur etwas modificirt durch die Ausbildung von Gelenkkopf und Gelenkpfanne. Da es zwischen Occiput und Atlas und zwischen Atlas und Epistropheus zu keiner eigentlichen Gelenkbildung kommt, so bleiben die hypochordalen Spangen hier im Zusammenhang mit den Bogentheilen. Die erste Spange (Fig. 20 *Sp. 1*) erscheint als rundliches Knorpelstück, das die seitlichen Bogenstücke ventral verbindet. Der Atlaskörper ist überall deutlich davon getrennt. Die zweite Spange hat ihre zapfenförmige Form beibehalten, auch zeigt sie noch eine starke, caudalwärts gerichtete Neigung. Sie steht mit dem seitlichen und oberen Bogenstück des Epistropheus in direkter Verbindung. Die folgenden Spangen erscheinen bedeutend verkleinert, weil sie offenbar ein großes Zellenmaterial zur Bildung des Gelenkwulstes abgegeben haben. Sie stehen mit den Bogentheilen nicht mehr im Zusammenhang und haben sich nach vorn verlagert. Sie erscheinen jetzt als Anhängsel des caudalen Wirbelkörperendes. Im weiteren Verlauf der Entwicklung legt sich die zweite Spange vollständig in den Zwischenraum zwischen Atlas- und Epistropheuskörper hinein und verschmilzt mit ihnen. Es erfolgt so die Gelenkbildung zwischen Atlas und Epistropheus auch bei den Reptilien nur innerhalb der Bogentheile. Die folgenden hypochordalen Spangen verschwinden vollständig, nur bei Lacerta bleiben sie bestehen und erscheinen als die unteren Dornfortsätze. Da sich oft auch die zweite hypochordale Spange in einen unteren Dornfortsatz verlängert, erscheint dann der Epistropheus bei Lacerta mit zwei unteren Dornfortsätzen ausgestattet.

Zusammenfassende Darstellung und Kritik.

Verfolgen wir die Entwicklung der Wirbelsäule von der Entstehung des Sklerotoms bis zur völligen Anlage eines Wirbels, so kommen wir zu der Thatsache, dass die Entwicklung immer streng gegliedert und ganz gesetzmäßig vor sich geht. Zunächst sind die Sklerotome gegenseitig scharf abgegrenzt, einmal durch die Grenze des Ursegmentes, dann durch die Gefäße, die immer streng interprotovertebral liegen. Die Intervertebralspalte reicht zuerst nur bis in die Mitte des Sklerotoms, und die dichteste Zellanhäufung findet sich im lateralen Drittel. Diese Verhältnisse haben wir als erstes Stadium der Sklerotomentwicklung bezeichnet.

Im zweiten Stadium erstreckt sich die Intervertebralspalte von der Muskelplatte bis zur Perichordalschicht und theilt das Sklerotom genau in zwei gleiche Theile. Die Verschiedenartigkeit der Entwicklung der Wirbelsäule bei den Reptilien spricht sich nun hauptsächlich durch eine ungleichartige Ausbildung der Sklerotomhälften aus. Im einen Fall wie bei Tropidonotus ist der craniale Sklerotomantheil sehr schwach färbbar, der caudale sehr stark, so dass man von einer hellen und dunklen Schicht sprechen kann; im anderen Falle zeigen sich beide Hälften in Bezug auf ihre Färbbarkeit gleich entwickelt, sei es, dass in beiden Theilen die dichteste Zellanhäufung zu beiden Seiten der Intervertebralspalte auftritt, wie bei Coronella, Anguis und Rumpf von Lacerta, oder sei es, dass beide Abschnitte in ihrer ganzen Ausdehnung sich gleichmäßig stark färbbar erweisen, wie im Schwanz von Lacerta. Diese ungleichartige Ausbildung der Sklerotomhälften giebt auch der Weiterentwicklung der einzelnen Thiere das Gepräge.

Das dritte Stadium der Sklerotomveränderungen ist gekennzeichnet durch das Vordringen des Muskels längs der Intervertebralspalte und der dadurch bedingten Umgestaltungen. Indem das Myotom in seinem Wachsthum der Intervertebralspalte folgend sich einen Weg bahnt, bestimmt es je den vorderen Sklerotomantheil und den hinteren des voraufgehenden Sklerotoms zur Anlage eines Wirbels. Damit ist die Zellenmasse, worin sich die Wirbelbildung abspielen soll, genau abgegrenzt. Diesen Vorgang, dass die Hälften zweier verschiedener Sklerotome zur Bildung eines Wirbels bestimmt werden, wollte Remak (15), wie aus seinen Worten hervorgeht, offenbar mit dem Ausdruck »Neugliederung der Wirbelsäule« bezeichnen, wenn er auch die Vorgänge im Einzelnen noch nicht kannte. Die Berechtigung dieses Ausdruckes wird in neuerer Zeit fast allgemein bestritten, und die Neugliederung einfach als die Folge von der Alternation des Myotoms und Sklerotoms bezeichnet, aber wie die Entwicklung der Wirbelsäule bei Reptilien zeigt, ist die Alternation die Folge der Neugliederung, und der Ausdruck hat seine volle Berechtigung. Nur der Ausdruck Neugliederung der Wirbelsäule könnte zu Missverständnissen Anlass geben, da ja bis jetzt noch keine Wirbelsäule vorhanden war. Ich schlage desswegen vor, den Vorgang als: »Neugliederung des skeletogenen Gewebes« zu bezeichnen. Vorher war das skeletogene Gewebe in die Sklerotome gegliedert, jetzt ist es in die zur Wirbelbildung bestimmte Zellenmasse, die zwei verschiedenen Sklerotomhälften entspricht, gegliedert.

Die weitere Entwicklung zeigt sich nun bei den einzelnen Reihen verschieden je nach der Ausbildung der ursprünglich vorderen, ganglienhaltigen Sklerotomhälfte. Bei Tropidonotus erscheint diese in ihrem lateralen Drittel ganz reducirt, und wir erhalten einen Entwicklungszustand, den man als primitive Wirbelsäule bezeichnen kann. Die Definition, die Froriep aber diesem Zustand bei Vögeln gegeben hat, stimmt hier nicht ganz überein. Die Chorda zeigt bereits in der Intervertebralgegend Einschnürungen, auch ist die Bogenanlage noch nicht einheitlich. In der der vorderen Sklerotomhälfte entsprechenden Schicht macht sich nämlich in der Nähe der Intervertebralgegend eine Verdichtung des Gewebes bemerkbar. In der weiteren Entwicklung vereinigt sich diese zellreiche Schicht mit dem primitiven Wirbelbogen und erscheint nun als dessen verbreiterte Bogenbase. Unterdessen beginnt auch schon im Wirbelkörper der Verknorpelungsprocess.

Bei Coronella und am Rumpf von Anguis und Lacerta machen sich andere Entwicklungsvorgänge bemerkbar. Hier kann man eine Hauptbogenanlage, die der ursprünglichen hinteren Sklerotomhälfte entspricht, und eine Nebenbogenanlage, die der vorderen, ganglienhaltigen Hälfte des folgenden Sklerotoms entspricht, unterscheiden. Haupt- und Nebenbogenanlage verschmelzen vollständig und erscheinen als einheitliches, seitliches Bogenstück.

Im Neuralbogen machen sich bei beiden Reihen die gleichen Entwicklungsvorgänge bemerkbar. In der Höhe des Ganglion wird die vordere Sklerotomhälfte vollständig von diesem eingenommen. Dorsal von dem Ganglion zeigen wieder beide Sklerotomantheile die gleiche Ausbildung. Da sowohl die Intervertebralspalte als auch das segmentale Ganglion fehlt, so ist eine Unterscheidung der beiden Sklerotomhälften nur durch die Richtung der Zellkerne möglich. Nach Vereinigung der zwei verschiedenen Sklerotomhälften erscheint zuerst in dem Theil, der dem caudalen Sklerotomantheil entspricht, Knorpel, greift aber rasch auf den anderen Theil über. Das dorsale Bogenstück schließt sich erst lange nachdem der Verknorpelungsprocess schon eingetreten ist.

Im Schwanze von Anguis und Lacerta machen sich ganz besondere Verhältnisse bemerkbar. Da sich beide Sklerotomhälften in der Entwicklung gleich bleiben, so kann man hier von einer vorderen und hinteren Bogenanlage sprechen. Bei Anguis vereinigen sich beide Bogenanlagen, sie lassen aber im seitlichen Bogenstück einen kleinen, hellen Zwischenraum zwischen den Querfortsätzen. Dorsal erscheint der Knorpel zuerst in dem Theil, der der vorderen Bogenanlage entspricht, greift aber rasch auf die hintere Bogenanlage über. Bei Lacerta zeigen auch beide Bogenanlagen zuerst die gleiche Ausbildung. Das kolossale Längenwachsthum des Wirbels erfolgt aber wesentlich auf Kosten der hinteren Bogenanlage, sie erscheint daher sehr lang, aber bloß drei bis vier Zellen breit. Die Verknorpelung erfolgt nun in beiden Bogenantheilen im Stamm getrennt, in der Bogendachanlage aber vereint. Aus dem schon genannten Grunde erscheint der vordere Bogenknorpel daher viel stärker entwickelt als der hintere. Die rudimentären doppelten Bogen und Seitenfortsätze von Anguis und

Lacerta lassen sich also in ihrer Entstehung direkt auf die ganglienhaltige. vordere Sklerotomhälfte zurückführen. Überall da, wo GOETTE Reste von Doppelbildungen nachgewiesen hat, zeigt sich auch die vordere Sklerotomhälfte stärker entwickelt. Man kann geradezu den Satz aufstellen: Je stärker die vordere Sklerotomhälfte ausgebildet ist, desto eher lassen sich Reste von Doppelbildungen nachweisen. Zieht man in Betracht, wie diese vordere Sklerotomhälfte von Anfang in streng gesondertem Verband auftritt und zuerst sehr zellreich erscheint, wie sie entweder völlig reducirt wird oder am Wirbelaufbau thätigen Antheil nimmt, wie von ihr im Schwanze die Anlage der Hämapophysen ausgeht, so tritt ihre phylogenetische Bedeutung klar zu Tage. Es wird sich daraus auch die Berechtigung ergeben, die Schlüsse, die GOETTE aus seinen rudimentären Doppelbildungen gezogen hat, auf den vorderen Sklerotomabschnitt zu übertragen. Dabei würde sich eine fast völlige Übereinstimmung mit den Befunden, die GOETTE aus seinen paläontologischen Untersuchungen gewonnen hat, ergeben. Die von Anfang an völlige, gleiche Ausbildung der beiden Sklerotomantheile bei allen Thieren giebt uns eine Bestätigung von der früheren Doppelanlage in einem Segment. Als Stütze dieser Ansicht möchte ich auch die Schuppenbekleidung des Schwanzes von Lacerta und Anguis anführen. Wenn man nämlich die Schwanzwirbelsäule von Lacerta und Anguis nach der von SCHULTZE (18) angegebenen Methode aufhellt, so löst sich zuerst die Epidermis ab. Man sieht dann, wie auf je einen Wirbel zwei ringförmige Cutiserhebungen kommen, die sich in Folge ihrer starken Pigmentirung deutlich abheben. Behandelt man noch weiter mit Kalilauge, so lösen sich auch die einzelnen Wirbel mit je zwei Cutiserhebungen ab. Ein direkter Zusammenhang mit den beiden Sklerotomhälften lässt sich aber nicht nachweisen, da die ursprüngliche Segmentirung der Hautplatte sich vollständig verwischt, und die Schuppen aus einer ganz geradlinig verlaufenden Epidermis sich erheben (Fig. 16). Ein indirekter Beweis für die Doppelbildung in einem Segment ist ferner auch der Querzerfall der Schwanzwirbel von Lacerta. Dieser ist allerdings eine Neuerwerbung, denn er ist im Embryo nicht präformirt, aber er kam da zur Ausbildung, wo die Verhältnisse am günstigsten waren, und das war die Verwachsungsstelle der beiden Bogenanlagen. Das interprotovertebrale Gewebe war jedenfalls ganz besonders prädisponirt; auch spricht die Bruchstelle dafür, denn der Wirbel zerfällt in einen kurzen, vorderen Theil und einen längeren, hinteren Theil; außerdem erfolgt der Bruch längs der Grenze von vorderem und hinterem Bogen und mitten durch das Bogendach, von dem wir gesehen haben, dass es ebenfalls aus den beiden Sklerotomhälften besteht. Noch viel einleuchtender erscheint es aber, wenn man das Verhalten der Muskulatur berücksichtigt. Wie man sich an jeder Schwanzwirbelsäule von Lacerta überzeugen kann, entspricht die Bruchstelle einem Myocomma. Es muss aber auch die Stelle, wo der Wirbel querzerfällt, einem Myocomma entsprechen und das ist die Verwachsungsstelle der beiden Sklerotomhälften, anders ist ein Abbrechen nicht möglich.

Da durch den Neugliederungsprocess die Verschmelzung zweier Sklerotomhälften oder in phylogenetischer Hinsicht die Verschmelzung zweier Doppelanlagen zweier verschiedener Segmente erfolgt, so erscheint damit die Frage der Neugliederung des skeletogenen Gewebes und das damit im Zusammenhang stehende Auftreten der Intervertebralspalte in einem ganz neuen Licht. Alle weitgehenden Spekulationen sind aber, bevor über das Verhalten der Anamnier Untersuchungen vorliegen, verfrüht.

Die hypochordale Spange, die der Lage nach der Mitte des Sklerotoms entspricht, durch die Intervertebralspalte aber nicht getrennt wird, liegt ventral von der Intervertebralschicht und ist durch die Richtung der Zellkerne stets deutlich von ihr unterscheidbar. Sie verbindet die beiden Sklerotomhälften der rechten und linken Seite mit einander, indem sie gleichmäßig in beide Theile übergeht. Sie ist am mächtigsten in der Halsregion entwickelt, während sie im Schwanztheil nur sehr schwach ausgebildet erscheint. Mit zunehmender Gelenkbildung wird sie reducirt, indem ihre Zellen zur Gelenkanlage verwendet werden. Wenn endlich Gelenkkopf und Gelenkpfanne sich entwickelt haben, so ist die hypochordale Spange fast ganz verschwunden.

Im Halstheil gestaltet sich das Verhältnis etwas anders. Die hypochordalen Spangen sind von Anfang an sehr mächtig entwickelt. Die einzelnen Spangen, die selbständig verknorpeln, erhalten eine verschiedene Bedeutung. Die erste bleibt mit den Bogentheilen in Verbindung und wird zum unteren Atlasbogen. Die zweite, die am mächtigsten entwickelt ist, bleibt auch mit den Bogentheilen in Verbindung, verschmilzt aber mit dem Körper des ersten und zweiten Wirbels und bildet für den Atlasbogen eine Gelenkfläche. An ihrem caudalen Ende spitzt sie sich in einen unteren Dornfortsatz zu. Die nächstfolgenden hypochordalen Spangen verlagern sich wahrscheinlich in Folge der Gelenkkopfbildung an das Hinterende des vorderen Wirbelkörpers und erscheinen diesem angefügt. Sie erfahren eine vollständige Reduktion, nur bei Lacerta bleiben sie als untere Dornfortsätze für immer bestehen. So ist auch erklärlich, warum der Epistropheus hier oft zwei untere Dornfortsätze trägt. Der untere Atlasbogen und die unteren Dornfortsätze sind also homologe Gebilde.

Die Hämapophysen entstehen von der vorderen, ganglienhaltigen Sklerotomhälfte aus als schon von Anfang an allseitig wohlbegrenzte Gebilde. Nach der Neugliederung des skeletogenen Gewebes kommen sie an das Hinterende des künftigen Wirbels zu liegen. Diese Lage behalten sie auch im weiteren Verlauf der Entwicklung bei und verknorpeln völlig unabhängig von anderen Theilen. Bei Lacerta verlagern sie sich später etwas caudalwärts und erscheinen dem intervertebralen Theil angefügt. GOETTE hat nun desshalb, weil sie dasselbe Wirbelsegment wie der nächstfolgende Wirbel tragen, geschlossen, dass sie genetisch zu diesem Wirbel gehören. Das Muskelsegment kann aber kein Kriterium bilden, weil das Myotom immer zu den Hälften zweier Wirbel gehört. Die Hämapophysen gehören vielmehr genetisch zu dem vorderen Wirbel und sind Bildungen für sich. Sie können desshalb auch weder mit den Rippen noch mit den unteren Dornfortsätzen homologisirt werden.

Vorstehende Abhandlung wurde in dem zoologischen Institut der Universität Tübingen angefertigt.

Dem verstorbenen Herrn Professor Dr. EIMER schulde ich für die Überlassung dieser Arbeit vielen Dank. Eben so spreche ich an dieser Stelle Herrn Professor Dr. BLOCHMANN für das Interesse und Wohlwollen, das er meiner Arbeit stets entgegenbrachte, meinen herzlichsten Dank aus.

Zu besonderem Danke fühle ich mich Herrn Privatdocent Dr. HESSE verpflichtet, der mir bei der Abfertigung dieser Arbeit oft mit Rath und That zur Seite gestanden ist.

Tübingen, den 28. November 1898.

Litteraturverzeichnis.

1. CORNING, Über die sog. Neugliederung der Wirbelsäule und über das Schicksal der Urwirbelhöhle bei Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XVII.
2. v. EBNER, Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. Wiener Sitzungsberichte. Bd. XCVII. Abth. 3. 1888.

3. v. Ebner. Über die Beziehungen des Wirbels zu den Urwirbeln. Wiener Sitzungsber. Bd. CI. Abth. 3. 1892.
4. Gegenbaur. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.
5. Derselbe, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. Leipzig 1898.
6. Goette. Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren. Diese Zeitschr. Bd. LXII.
7. Froriep. Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. 5. Beobachtung an Hühnerembryonen. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abth. 1883.
8. Derselbe. Zur Entwicklungsgeschichte etc. II. Beobachtung an Säugethierembryonen. Archiv für Anatomie und Physiol. Anatom. Abth. 1886.
9. Oscar Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Menschen und der Wirbelthiere. 6. Auflage. Jena 1898.
10. Hyrtl. Über normale Quertheilung der Saurierwirbel. Wiener Sitzungsber. X. 1853.
11. Kollmann. Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13 bis 35 Urwirbeln. Archiv für Anatomie und Physiol. Anatom. Abth. 1891.
12. Derselbe. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.
13. Leydig. Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
14. Rathke. Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
15. Robert Remak. Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855.
16. O. Schultze. Über embryonale und bleibende Segmentirung. Anat. Anzeiger. Ergänzungsbd. 1896.
17. Derselbe. Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1897.
18. Derselbe. Über die Herstellung und Konservirung durchsichtiger Embryonen zum Studium der Skelettbildung. Anat. Anzeiger. Ergänzungsbd. 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnungen:

a, vordere Sklerotomhälfte;
ai, Arteria interprotovertebralis;
B, Bogen;
ch, Chorda dorsalis;
cd, caudal;
cr, cranial;
gl, Ganglion;
K, Körperknorpel oder Körperanlage;
is, Intervertebralspalte;
H, Hauptbogen;
hb, Hämalbogen;
m, Myotom;
n, Nerv;
N, Nebenbogenanlage;
R, Rückenmark;
o, vordere Bogenanlage;
o', hintere Bogenanlage;
p, hintere Sklerotomhälfte;
Ps, Perichordalschicht;
Sp, hypochordale Spange;
sk, Sklerotom;
Us, Ursegment.

Tafel IV—VII.

Die Figuren 4, 9, 18, 19, 20 sind bei 25facher, die anderen Figuren außer Fig. 1*a*, 1*b* und 2*b* mit 280facher Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 1*a*. Querschnitt durch einen Urwirbel aus der Rumpfregion von Lacerta agilis. Homogene Immersion 1/12, Appertur 1,25 nach Zeiss.

Fig. 1*b*. Horizontalschnitt durch einen Urwirbel in der Höhe der Chorda aus der Rumpfregion desselben Thieres. Zeiss Obj. F, Oc. 3.

Fig. 2*a*. Horizontalschnitt aus der Höhe der Chorda von der Rumpfregion eines Embryo von Tropidonotus natrix.

Fig. 2*b*. Intervertebralspalte desselben Schnittes, gezeichnet bei Zeiss Obj. F, Oc. 3.

Fig. 3. Horizontalschnitt aus der Höhe der Chorda von der Rumpfregion eines Embryo von Tropidonotus natrix.

Fig. 4. Sagittalschnitt aus der Halsregion desselben Embryos.

Fig. 5. Horizontalschnitt aus der Höhe der Chorda von der Rumpfregion von Lacerta agilis.

Fig. 6. Horizontalschnitt in der Höhe der Chorda aus der Rumpfregion von Coronella laevis.

Fig. 7. Horizontalschnitt aus der Mitte der Höhe des Rückenmarkes von dem Rumpf von Lacerta agilis.

Fig. 8. Horizontalschnitt in der Höhe der Chorda von der Rumpfregion von Coronella laevis.

Fig. 9. Sagittalschnitt aus dem mittleren Schwanztheil von Anguis fragilis. Cranialwärts ist der Schnitt mehr medial geführt und trifft noch die Chorda.

Fig. 10. Horizontalschnitt aus dem mittleren Schwanztheil von Anguis fragilis in der Höhe der Chorda.

Fig. 11. Horizontalschnitt aus der Höhe der Chorda von dem hinteren Schwanztheil von Lacerta agilis.

Fig. 12. Horizontalschnitt aus dem mittleren Schwanztheil desselben Embryos. Caudal ist der Schnitt tiefer geführt wie cranial und hat hier noch die Chorda getroffen.

Fig. 13. Horizontalschnitt aus der Höhe der Chorda von der mittleren Schwanzregion von Lacerta.

Fig. 14. Horizontalschnitt aus der Mitte der Höhe des Rückenmarkes von der mittleren Schwanzregion eines älteren Embryos von Lacerta agilis.

Fig. 15. Horizontalschnitt aus dem oberen Drittel der Höhe des Rückenmarkes von der hinteren Schwanzregion von Lacerta agilis.

Fig. 16. Horizontalschnitt aus der Mitte der Höhe des Rückenmarkes von der hinteren Schwanzregion von Lacerta agilis.

Fig. 17. Horizontalschnitt aus der mittleren Höhe des Rückenmarkes aus der vorderen Schwanzregion von Lacerta agilis.

Fig. 18. Sagittalschnitt aus der Nackenregion von Anguis fragilis.

Fig. 19. Sagittalschnitt aus der Nackenregion von Coronella laevis.

Fig. 20. Sagittalschnitt aus der Nackenregion von Anguis fragilis.

Anatomische Beiträge zur Frage von der Sekretion und Resorption in der Darmschleimhaut.

Von

Dr. med. **William Möller,**
I. Assistent am anatomischen Institute zu Helsingfors (Finnland).

Mit Tafel VIII und IX.

(Aus der histologischen Anstalt des Karolinischen medico-chirurgischen Instituts zu Stockholm.)

Einleitung.

Die Frage von der physiologischen Funktion der LIEBERKÜHN-schen Krypten ist bekanntlich fortgesetzt der Debatte unterworfen. Auf der einen Seite betrachtet man diese Organe als völlig charakteristisch ausgebildete Drüsen, die ein specifisches Sekret, den Darmsaft, produciren; auf der anderen Seite werden sie als blindsackähnliche Vertiefungen des Oberflächenepithels, die theils zur Regeneration dieses Epithels, theils zur Vergrößerung der resorbirenden Schleimhautoberfläche dienen, aufgefasst.

Unter solchen Umständen kann man mit Fug die Frage aufwerfen, in wie fern sich bei dem jetzigen Stand der Wissenschaft eine Möglichkeit findet, bestimmt zu entscheiden, ob in den LIEBERKÜHN-schen Krypten eine Sekretion stattfindet oder nicht. A priori sollte man meinen, dass die Antwort auf diese Frage bejahend ausfallen müsse, da es sich ja bekanntlich gezeigt hat, dass sich der Sekretionsprocess in den bisher mit neueren Methoden untersuchten Drüsen der höheren Thiere anatomisch durch das Auftreten von eigenthümlichen Körnern in den Drüsenzellen manifestirt, welche Körner mit specifischen Mitteln fixirt und tingirt werden können und aus denen nachher durch charakteristische Umwandlung das formlose Sekret hervorgeht. Sind nun die LIEBERKÜHN'schen Krypten sekretorische Organe, so muss ja auch in ihren Zellen ein solches Verhältnis nachgewiesen werden können.

Von dieser Annahme ausgehend, habe ich mir die Aufgabe gestellt, mit Hilfe der Methoden der modernen Histologie einige Beiträge zur Beantwortung der genannten Streitfrage zu liefern zu suchen. Ich habe mich von diesem Problem um so mehr angezogen gefühlt, als ich bei einer früheren pathologisch-anatomischen Untersuchung von Material, das dem Darmkanal des Menschen entnommen war, Gelegenheit gehabt habe, recht oft Bilder zu beobachten, die die Möglichkeit anzudeuten schienen, dass eine Lösung der fraglichen Aufgabe zu finden sei.

Außer den Untersuchungsergebnissen, die die erwähnte Frage direkt berühren, werde ich mir erlauben, hier auch einige bei meiner Arbeit gemachte Beobachtungen anderer Art mitzutheilen.

Ehe ich aber über meine Beobachtungen berichte, will ich erst, so weit es die mir zugängliche Litteratur ermöglicht, eine kurze Darstellung der Ansichten liefern, die zu verschiedenen Zeiten über die Natur der LIEBERKÜHN'schen Krypten ausgesprochen worden sind.

Historische Übersicht.

Obwohl das fragliche Organ schon früher und zum Theil auch richtiger von MALPIGHI, BRUNNER und GALEATI (2, p. 214) beschrieben worden ist, war es doch erst LIEBERKÜHN (1, p. 14), dem es durch sein im Jahre 1745 herausgegebenes Werk »Dissertatio anatomico-physiologica de fabrica et actione villorum intestinorum tenuium« gelang, die Aufmerksamkeit der Forscher auf diese später nach ihm benannten Bildungen in der Darmschleimhaut zu lenken.

Was die Funktion dieser Bildungen anbetrifft, so stellte LIEBERKÜHN die Hypothese auf, dass die von ihm beschriebenen »Folliculi« wirkliche Drüsenorgane seien, die in irgend einer Weise zur Sekretion in Beziehung stehen. Dieser Ansicht huldigten mehrere gleichzeitige Anatomen, vor Allen v. HALLER (3), welcher berühmte Forscher (5, p. 214) diese Bildungen als eine dritte Art von Schleimdrüsen auffasste.

HEDWIG (4, p. 27), der dieses Organ im Jahre 1797 einer erneuten anatomischen Untersuchung unterwarf, glaubte in diesen Bildungen die Anfangstheile der Resorptionsorgane, die »Receptacula chyli«, gefunden zu haben, von denen der Chylus allmählich mittels der Saugaderkapillaren aufgesaugt werde. Er sagt beobachtet zu haben, dass eine weiße »chylöse Masse« noch ein paar Tage nach dem Tode des Individuums aus den Öffnungen in der Schleimhaut heraussickerte.

Rudolphi (5, p. 214) theilte Anfangs v. Haller's Ansicht, schloss sich aber später Hedwig's Resorptionstheorie an, von deren Richtigkeit ihn eigene Experimente überzeugt zu haben scheinen.

Böhm (6, p. 32), der Erste, der den Drüsenbildungen des Darmes eine umfassendere Untersuchung widmete, kam zu der Ansicht, dass die Lieberkühn'schen Krypten kleine secernirende Cavitäten seien, welche, da sie nur durch eine Einsenkung der Schleimhaut entstehen, zu den einfachen und nicht, wohin sie von einigen früheren Forschern gezählt worden sind, zu den zusammengesetzten Drüsen gehören. Er erwähnt auch die von einigen Autoren gehegte Ansicht, dass sie Löcher seien, welche die Schleimhaut durchbrechen und zur Vermittlung der Resorption dienen. Gleichzeitig spricht er Zweifel darüber aus, dass die von Hedwig und Rudolphi beobachteten und von dem erstgenannten Forscher abgebildeten »Corpuscula« wirklich dieselben Gebilde wie die von Lieberkühn entdeckten »Folliculi« seien.

Als aus einer Zeit herrührend, wo die dem Forscher zu Gebote stehenden Untersuchungsmethoden noch sehr mangelhaft und unvollkommen waren, kann diesen Äußerungen kein besonderer Werth beigelegt werden. Es ist erst, nachdem die mikroskopische Technik angefangen, bedeutendere Fortschritte zu machen, besonders aber nachdem Schwann seine berühmte Zellentheorie aufgestellt hatte (1839), wo die Lehre von den Lieberkühn'schen Krypten für uns ein größeres Interesse gewinnt.

Unter den Forschern aus dieser Periode ist in erster Reihe Kölliker (7, p. 175) zu nennen. Derselbe that dar, dass die Lieberkühn'schen Krypten aus einem einschichtigem Cylinderepithel, das von einer strukturlosen Membrana propria zusammengehalten ist, bestehen. In dem engen Lumen der Drüsenröhre fehlt unter normalen Verhältnissen jeder Inhalt. In funktionaler Hinsicht betrachtet er sie hauptsächlich als secernirende Drüsen, die den Darmsaft produciren, eine in ihrer Konstitution noch unbekannte Flüssigkeit, deren Existenz einige Jahre früher (1846) von Frerichs nachgewiesen worden war. Indessen glaubt Kölliker nicht verneinen zu dürfen, dass die Krypten unter besonderen Verhältnissen auch die Resorption vermitteln können. Für seinen Theil hat er jedoch, selbst bei der lebhaftesten Fettresorption, nie einen Inhalt in ihnen gefunden.

Kölliker's Ansicht von der sekretorischen Funktion der Krypten stimmen gleichzeitige Physiologen, wie Funke (8, p. 271), Todd und

Bowman (9, p. 225) u. A., bei. Die beiden letztgenannten Forscher heben besonders hervor, dass die Funktion der Lieberkühn'schen Krypten wahrscheinlich im ganzen Darmkanal dieselbe ist, da sie überall in ihrer Anordnung und Struktur große Gleichförmigkeit darbieten und da jeder Theil des Darmes außer ihnen andere und für ihn eigenthümliche Drüsen besitzt. Dieselbe Ansicht spricht auch F. E. Schulze (10, p. 191) aus, welcher der erste Forscher ist, der nachgewiesen hat, dass in den Krypten außer den gewöhnlichen Cylinderzellen auch Becherzellen von der exquisitesten Form vorkommen.

Man dürfte wohl sagen können, dass die von Todd und Bowman ausgesprochene Ansicht die allgemein herrschende gewesen ist, bis im Jahre 1880 Klose (11, p. 16) in einer unter Heidenhain's Leitung ausgearbeiteten Inaugural-Dissertation mit Schärfe den Unterschied sowohl in der Struktur, wie in der Funktion der Lieberkühn'schen Krypten im Dünndarm und im Dickdarm hervorhob. Auf Grund dieses Unterschiedes schlug er vor, die Krypten im Dünndarm »Darmsaftdrüsen« und im Dickdarm »Darmschleimdrüsen« zu nennen. Da die Richtigkeit von Klose's Beobachtungen von anderen Forschern konstatirt wurde und ihnen auch Heidenhain (dadurch, dass er sie in seinem Werke »Physiologie der Absonderungsvorgänge« anführte) seine Stütze schenkte, wurde Klose's Ansicht in kurzer Zeit die herrschende.

Klose suchte auch durch experimentale Reizung morphologische Veränderungen in den Zellen der Krypten nachzuweisen. Was die Drüsenzellen des Dünndarmes anbelangt, so gaben diese Reizungen ein negatives Resultat, während dagegen die Drüsenzellen des Dickdarmes, wenn sie gereizt wurden, deutliche Veränderungen sowohl hinsichtlich ihrer Größe und ihres Inhalts, wie der relativen Lage der Zellkerne zeigten.

Die Divergenz der in Betreff der Funktion der Lieberkühn'schen Krypten herrschenden Ansichten spiegelt sich auch in der verschiedenen Auffassung des Verhaltens der Drüsenepithelzellen zu den Oberflächenepithelzellen ab. Verson (12, p. 405) betont die Identität dieser beiden Arten von Epithelzellen, und eben so sieht Hoppe-Seyler (27, p. 275) die Oberflächen- und die Drüsenepithelzellen sowohl in morphologischer, wie in funktionaler Hinsicht als identisch an. Schließlich hat sich auch Bizzozero (16a, p. 784), wie aus dem Folgenden hervorgeht, vollkommen der letztgenannten Ansicht angeschlossen.

Schwalbe (13, p. 138) dagegen macht einen scharfen Unterschied zwischen dem Epithel, welches die Villi bekleidet, und demjenigen, welches die Wände der Lieberkühn'schen Krypten bildet. Die Lieberkühn'schen Krypten bilden nach Schwalbe's Ansicht keine Einsenkungen des Epithels, sondern vollkommen selbständige, völlig charakteristisch ausgebildete Drüsen.

Dieselbe Ansicht wird auch von Nuhn (28, p. 47), Paneth (17, p. 173) und Heidenhain (18, p. 24) ausgesprochen, von welchen Autoren die beiden letztgenannten zwischen diesen beiden Arten von Epithelzellen beachtungswerthe Verschiedenheiten nachgewiesen haben.

So viel ich finden kann, ist Ranvier's Ansicht (14) ziemlich alleinstehend. Er fasst die Lieberkühn'schen Krypten als gemischte Schleimdrüsen auf, welche Becherzellen und körnige Zellen enthalten. Dieses gemischte Epithel komme in einem bestimmten Theil der Drüsen vor, während sich in ihrem Boden nur körnige Zellen finden.

Nachdem ich nun diese summarische Übersicht gegeben, erlaube ich mir, im Folgenden über die beiden einander entgegengesetzten Ansichten, die sich gegenwärtig in Betreff der Natur der Lieberkühn'schen Krypten geltend machen, etwas näher zu berichten, wobei ich zuerst die Theorie anführen werde, als deren Schöpfer und hervorragendster Vertreter Bizzozero (16a) angesehen werden muss.

Nach dieser Theorie, die erst im Jahre 1888 aufgestellt wurde und für die jetzt herrschende Auffassung von der Natur des genannten Organs eine besonders große Bedeutung erhalten hat, sind die Lieberkühn'schen Krypten keine Drüsen im eigentlichen Sinne des Wortes, sondern nur Regenerationsherde für das Epithel.

Beobachtungen, welche sowohl von Bizzozero, wie von anderen Forschern, z. B. Flemming, Heidenhain und Paneth, gemacht wurden, haben dargethan, dass Mitosen in den Lieberkühn'schen Krypten, namentlich in dem Grunde und den angrenzenden Theilen desselben, in sehr großer Zahl vorkommen. Je mehr man sich der Mündung der Krypten nähert, desto seltener werden die Mitosen. In dem Epithel, welches die Villi bekleidet, fehlen sie ganz und gar.

Diese Beobachtungen führten Bizzozero zu der Annahme, dass die Mitosen dazu dienen, den Verlust zu ersetzen, dem das Oberflächenepithel unterworfen ist. Zur Stütze dieser Ansicht führt er an, dass die Epithelzellen im Grunde der Krypten den Charakter von jungen Zellen zeigen. Je mehr hinauf gegen die Mündungen der Krypten und die Villi sie rücken, desto deutlicher treten allmählich die charakteristischen Eigenthümlichkeiten in ihrer Struktur hervor. Das Gesagte gilt sowohl von den gewöhnlichen oder protoplasmatischen Zellen, wie von den Becherzellen.

Zur Beleuchtung von BIZZOZERO's Ansichten will ich hier zwei Äußerungen von ihm anführen: »Alle diese Zellen also leben und sterben nicht dort, wo sie ursprünglich entstanden sind, sie gelangen vielmehr nach und nach aus den tieferen Einsenkungen zu den höheren Hervorragungen der Schleimhaut. Es verhält sich also das Epithel des Magendarmkanals gerade wie das geschichtete Epithel und die Epidermis; die Zellen gelangen mit zunehmendem Alter an die Oberfläche und verfallen dort der Desquamation.«

»Die schlauchförmigen Drüsen des Darmes verhalten sich demnach anders als die wahren Drüsen. In den letzteren sind die Drüsenzellen specifisch differenzirt und von den Zellen des Überzugsepithels, zu welchen ihr Ausführungsgang in Beziehung steht, durchaus verschieden. In den schlauchförmigen Drüsen hingegen ist das Epithel eine direkte Fortsetzung des Überzugsepithels, es nimmt an dessen Funktionen Theil und kann sogar als die jüngste Partie desselben aufgefasst werden.«

Gleichzeitig mit BIZZOZERO sprach HEIDENHAIN (18, p. 24) eine ähnliche Ansicht, obschon in einer mehr reservirten Form, aus.

Er sagt nämlich bei der Rede von der lebhaften Mitosenbildung in den LIEBERKÜHN'schen Krypten (18, p. 28): »Es scheint also eine sehr allgemeine Regel zu sein, dass da, wo die Schleimhaut Falten oder ihr Epithel Drüsen bildet, am Grunde der ersteren oder innerhalb der letzteren lebhafte Zellneubildung stattfindet, ohne dass für diese Stellen ein örtlicher Zweck nachgewiesen werden könnte. Andererseits ist es ohne Frage, dass die auf der Höhe der Schleimhautverlängerungen stehenden Epithelzellen zahlreich zu Grunde gehen. Man könnte desshalb auf den allerdings befremdlich erscheinenden Gedanken kommen, dass diese Verluste durch Nachrücken der Zellen aus der Tiefe gedeckt werden. Ich verkenne aber nicht die Schwierigkeiten, welche einer solchen Annahme entgegenstehen, und möchte in derselben desshalb nur eine vorläufige Ausflucht sehen, welche vielleicht bald einer besseren, mir bisher entgangenen Deutung weichen wird.«

Namentlich unter den Histologen scheint BIZZOZERO's Theorie viele Anhänger gefunden zu haben. So hat sie z. B. STÖHR (20, p. 197) in sein allgemein verbreitetes Lehrbuch nicht nur unter der Form einer Theorie, sondern als bereits feststehende wissenschaftliche

Wahrheit aufgenommen. Er verneint bestimmt die sekretorische Funktion der Lieberkühn'schen Krypten. Das Verhältnis, das für eine solche Funktion spricht, erwähnt er nur in einer Note folgenden Inhalts: »Es ist fraglich, ob die einzelnen im Drüsengrunde der Krypten vorkommenden körnchenhaltigen Zellen Drüsenzellen sind.«

Auch die physiologisch-chemische Forschung scheint zu Ergebnissen geführt zu haben, die Bizzozero's Theorie eine nicht unwesentliche Stütze geben. So hat Hoppe-Seyler (27, p. 270 u. 275) in seinem bekannten Lehrbuch die Ansicht ausgesprochen, dass ein besonderer Darmsaft als Sekret von den Lieberkühn'schen Drüsen oder der Darmschleimhaut wahrscheinlich nicht existirt, dass wenigstens bis auf Weiteres die Beweise für seine Existenz fehlen. Diese Ansicht hält Hoppe-Seyler (28, p. 475) noch im Jahre 1893 aufrecht, wo er sagt, dass alle Versuche, die chemischen Wirkungen des Darmsaftes zu bestimmen, ohne sichere Ergebnisse bleiben müssen, so lange man nicht mit Bestimmtheit die Existenz einer Sekretion von der Darmschleimhaut nachgewiesen hat. Diese Äußerung von einem auf dem Gebiete der physiologischen Chemie so bewanderten Forscher kann wohl als Anerkennung des Unvermögens dieser Wissenschaft betrachtet werden, allein das Problem von dem Vorkommen eines Darmsaftes und zunächst von der Aufgabe der Lieberkühn'schen Krypten zu lösen.

Von rein physiologischer Seite scheint man dagegen, so viel ich gefunden habe, nicht abgeneigt zu sein, dem genannten Organ, obschon man dafür bisher keine positiven Beweise hat beibringen können, eine Bedeutung für den Sekretionsprocess zuzuerkennen.

Es erübrigt also, nachzusehen, welche Facta die Histologen für die Ansicht von der sekretorischen Natur der Lieberkühn'schen Krypten darzulegen haben und, umgekehrt, welche Anmerkungen man geglaubt hat, mit Fug gegen Bizzozero's Lehre machen zu können. In der letztgenannten Hinsicht verdient Oppel's Ansicht (15, p. 212) besondere Beachtung. Durch umfassende komparativ-anatomische Untersuchungen ist er zu der Überzeugung gekommen, dass die besagte Theorie wenigstens nicht in allen Hinsichten haltbar ist. Er sagt: »Eine Anzahl von Punkten scheint mir dagegen zu sprechen, dass wir im Darmepithel aller Vertebraten nur eine einheitliche (aus Cylinderzellen und Becherzellen) bestehende Formation zu sehen haben, von denen wir an den einen (von der Oberfläche ferner liegenden) Stellen die Jugendformen, an den anderen (der Oberfläche näher liegenden) Stellen die erwachsenen Formen zu suchen hätten. Vielmehr glaube ich, dass die Darmepithelien mancherlei Differenzirungen eingehen, welche zum Theil zur Bildung von wahren Drüsen führen, in denen wir nicht Regenerationsherde des Oberflächenepithels zu sehen haben. Dass dagegen an anderen Stellen Regenerationsherde (vielleicht auch in manchen Darmdrüsen) vorkommen mögen, von denen aus die Zellen durch Wanderung an weiter oder weniger weit entfernte (wohl meist der Oberfläche näher gelegene) Stellen gelangen, ist zwar heute eben so wenig widerlegt, wie bewiesen, doch durch BIZZOZERO's Untersuchungen wahrscheinlich gemacht.« Eine günstige Aufnahme und eine ernste Prüfung verdient die genannte Theorie, nach OPPEL's Ansicht, wenn sie in folgende, mehr bescheidene Form gekleidet wird: »Im Bereich des Darmepithels kann unter Umständen von Stellen regerer Mitose aus Zellmaterial für andere Stellen, an denen Mitosen selten sind, geliefert werden.«

Dieses ist also die Einwendung, die man gegen BIZZOZERO's Lehre gemacht hat. Zu Gunsten der sekretorischen Natur der Krypten spricht der Umstand, dass einige Forscher im Grunde dieses Organs eine eigenthümliche Zellenstruktur gefunden haben. Ehe ich aber über diese Untersuchungen näher berichte, will ich in größter Kürze erst einige orientirende Züge aus der Geschichte der Histologie der Drüsen mittheilen.

Durch HEIDENHAIN's (26, p. 18 u. 58) werthvolle Untersuchungen ist bekanntlich erst die Kenntnis davon gewonnen worden, dass die Zellen in verschiedenen Drüsen während der Sekretion deutliche morphologische Veränderungen zeigen. In der Ruhe sind die Zellen groß, ihre Kerne sind klein und stachelig, und die Zellsubstanz besteht aus einer hellen, farblosen Masse mit einem in ihr eingeschlossenen Netzwerk mit feinen Körnchen. Während der Thätigkeit sind die Zellen kleiner, ihre Kerne sind rund und die helle Grundsubstanz nimmt ab, wogegen die netzförmige oder körnige Masse (das Protoplasma) etwas zunimmt. Das Sekret wird also von der hellen Grundsubstanz der Zelle gebildet. Während sich die Zelle im Ruhezustande befindet, wächst die netzförmige Substanz, um die helle Masse, das nächste Vorstadium des Sekrets, zu bilden.

Einen wichtigen Fortschritt auf diesem Forschungsgebiet bezeichnen die von LANGLEY (21) ausgeführten Drüsenuntersuchungen, unter Anderem desshalb, weil er sich dazu vollkommen frischen oder lebenden Materials bedient hat. Er machte dabei die wichtige Beobachtung, dass die Drüsenzellen in der Ruhe mit Körnern gefüllt sind. Bei Reizung der Zellen vermindert sich die Anzahl der Körnchen, und der an die Membrana propria grenzende Theil der Zelle nimmt ein klares Aussehen an. Die Körnchen (Granula), die in der Ruhe den Inhalt der Drüsenzellen bilden, sind also theilweise verbraucht worden, wahrscheinlich um als Bestandtheil in das Sekret einzugehen.

Nach LANGLEY hat ALTMANN (22) in fixirtem Material aus Eiweißdrüsen das Vorkommen von Körnchen in den Drüsenzellen nachgewiesen und zugleich die Veränderungen beschrieben, welche die Körnchen beim Sekretionsprocess erleiden. In einer Mischung von Kaliumbrichromat und Osmiumsäure fixirt und mit Säurefuchsin und Pikrinsäurealkohol gefärbt, zeigen sich die Drüsenzellen in der Ruhe mit graugelben Körnchen gefüllt, die in einer rothfarbigen, netzähnlichen Substanz eingebettet liegen. Bei intensiver Thätigkeit, z. B. durch eine Injektion von Pilokarpin hervorgerufen, ist das mikroskopische Bild ein ganz anderes. Sowohl die graugelben Körnchen, wie das zwischenliegende rothfarbige Netzwerk ist verschwunden und durch rothe Körner von wechselnder Größe ersetzt. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die graugelben Granula in das Sekret übergehen und dann, wenn sich die Zelle im Ruhezustand befindet, von den rothfarbigen Granula wieder neu gebildet werden.

Auf diese von HEIDENHAIN, LANGLEY und ALTMANN gewonnenen wichtigen Forschungsergebnisse ist die moderne Drüsenhistologie erbaut.

Hierzu kommt noch die Feststellung der schon früher mittels Injektionsmethoden entdeckten feinsten, intercellular belegenen Sekretwege, der sog. Sekretkapillaren. Diese Untersuchungen sind von CAJAL, RETZIUS, ERIK MÜLLER u. A. mit Hilfe der GOLGI'schen Silberfärbungsmethode ausgeführt worden. Die mittels dieser Methode gewonnenen Ergebnisse sind später von ERIK MÜLLER durch Anwendung besonderer Tinktionsmethoden, vor Allem von BENDA's Eisenhämatoxylinmethode, modificirt von M. HEIDENHAIN, verificirt und erweitert worden.

Nach dieser kleinen Abweichung von dem eigentlichen Gegenstande werde ich nun eine Übersicht der Ergebnisse mittheilen, welche die moderne Drüsenhistologie in Bezug auf die LIEBERKÜHN-schen Krypten gewonnen hat.

So viel ich weiß, ist G. SCHWALBE (13, p. 136) der Erste, der in frischen Präparaten von der Ratte, der Maus und der Fledermaus im Grunde der Drüsenröhren des Dünndarmes belegene Körnchen beobachtet und abgebildet hat. Er sagt hierüber unter Anderem:

»Stellt man den Tubus an solchen Präparaten auf die äußersten Enden der Lieberkühn'schen Drüsen ein, so bemerkt man klare, durch eine scharfe Linie von der Umgebung abgegrenzte Blasen mit kleinem runden, centralen Lumen. Der Raum zwischen letzterem und dem Randkontour ist von einer klaren Zellenmasse ausgefüllt, die weder Kerne, noch Zellengrenzen erkennen lässt, dagegen häufig fein radiär gestrichelt erscheint, das erste Zeichen beginnender Trübung. Sofort in die Augen fallen aber drei bis vier kleine Haufen dunkler, glänzender Körner, die dicht um das centrale Lumen herum gruppirt sind, wodurch dann ein Bild zu Stande kommt, ähnlich wie es die kleinen, pankreatischen Drüsen des Darmes im frischen Zustande zeigen.«

Diese Beobachtung scheint jedoch die Aufmerksamkeit der Forscher nicht geweckt zu haben.

Es ist erst durch Paneth's (17, p. 177) Untersuchungen, dass diese Körnchenzellen der Gegenstand eines lebhafteren Interesses wurden.

Paneth's Ergebnisse sind, in Kürze angeführt, folgende:

Im Grunde der Lieberkühn'schen Krypten bei der Maus findet sich eine besondere Art von secernirenden Zellen, die weder mit Becher-, noch mit Schleimzellen, auch nicht mit Pankreaszellen identisch sind. Sie sind dadurch gekennzeichnet, dass sie eine Menge Körner oder Tropfen (über die Konsistenz derselben vermag sich der Autor nicht zu äußern) enthalten, welche, in frischem Zustande betrachtet, als schwach lichtbrechend, in geringerem Grade als das Fett, erscheinen. Sie sind von verschiedener Größe, meistens viel größer als die Tropfen in den Becherzellen der Maus, ja sogar des Triton. Sie liegen in Räumen angesammelt, die dem Umkreise der Zellen entsprechen. Zuweilen sieht man sie auch frei im Lumen liegen. In den Krypten sind mehr als nur ein paar Zellen mit solchen Tropfen gefüllt, oder finden sich auch einige Tropfen in jeder Zelle.

Versuche, die mit besonderen Reagentien ausgeführt wurden, erlauben keine positive Äußerung über ihre chemische Natur. Sie bestehen sicherlich nicht aus Fett, auch sind es keine Bildungen von parasitärer Natur. In Äther und Alkohol lösen sie sich langsam auf, in verdünnten Säuren schnell. Gegen destillirtes Wasser und Kalilauge sind sie resistent. Osmiumsäure konservirt sie vortrefflich; sie nehmen unter der Einwirkung dieser Säure eine mahagonibraune, nicht schwarze Farbe an. Es ist desshalb diese Säure, oder, vielleicht noch besser, eine koncentrirte Wasserlösung von Pikrinsäure zur Fixirung zu benutzen. Die Körnchen lassen sich mit allerlei Farbstoffen tingiren und halten die Farbe hartnäckig fest, bei der Entfärbung mit Alkohol sogar länger, als die Kerne es thun. Sie tingiren sich ohne allen Farbenwechsel und unterscheiden sich dadurch von den Körnchen in den Becherzellen, die auch viel kleiner sind.

Die Körnchenzellen entstehen unzweifelhaft aus den Epithelzellen der Krypte, was daraus hervorgeht, dass man zwischen diesen beiden Zellenarten eine Menge Übergangsformen findet. Versuche, verschiedene Stadien der Entwicklung oder Sekretion dadurch nachzuweisen, dass man die Thiere fasten ließ, resp. ihnen reichliches Futter gab, führte im Allgemeinen nicht zu dem gewünschten Resultat. Körnchenzellen fanden sich in allen Fällen beinahe gleich zahlreich.

In wie fern die genannten Zellen bei der Sekretion untergehen oder aus protoplasmatischen Resten regenerirt werden, lässt der Autor unentschieden; er scheint jedoch mehr der ersten Ansicht zuzuneigen. Für dieselbe scheint auch das Vorkommen von zahlreichen Mitosen in den Krypten oberhalb des Fundus gedeutet werden zu können. Aber da andere Gründe gegen diese Ansicht sprechen, muss man sie bis auf Weiteres als eine Hypothese betrachten, die eine fortgesetzte Prüfung und Beweise verlangt.

Paneth hat nur in einem Fall hinreichend frisches Material vom Menschen zur Untersuchung erhalten. Körnchenzellen scheinen auch hier vorzukommen, sie unterscheiden sich aber von diesen Zellen bei der Maus dadurch, dass die Körnchen die Farbstoffe nicht festhalten, wesshalb sie sich nur mit Schwierigkeit wahrnehmen lassen.

Im Dünndarm der Ratte finden sich ebenfalls Körnchenzellen, obschon dieselben hier sparsamer auftreten und auch nur kleinere Körnchen enthalten.

Bei anderen Thieren hat sie der Autor allerdings nur flüchtig, aber vergebens gesucht.

Diese von Paneth im Jahre 1888 veröffentlichten Ergebnisse sind für die Auffassung der wirklichen Natur der Lieberkühn'schen Krypten von grundlegender Bedeutung.

Noch in demselben Jahre führt Heidenhain (18, p. 25) die Entdeckung der Paneth'schen Körnchenzellen als einen Beweis für die Verschiedenheit des Oberflächen- und des Drüsenepithels an. Er stützt sich auch auf eigene Beobachtungen dieser Zellen und sagt: »Bei manchen Thieren (Maus, Meerschweinchen) zeigen die Zellen des Drüsengrundes eigenthümliche in Hämatoxylin und Kali chromicum schwarz, in Säurefuchsin roth färbbare Körnchen, die neuerdings von PANETH ausführlicher beschrieben sind und in den Zottenepithelien niemals gefunden werden.«

Drei Jahre später bestätigte SCHAFFER (25, p. 465) das Vorkommen von Körnchenzellen im Dünndarm des Menschen. Zwischen den Granula der Zellen fand er ein Netzwerk, welches er tingiren konnte, was ihm mit den Granula nicht gelang. Von den Becherzellen unterscheiden sich die Körnchenzellen in allen Präparaten deutlich. Übergangsformen von der einen Zellenart zur anderen ließen sich nicht nachweisen, und eben so wenig ließ es sich entscheiden, in welcher der beiden Arten von Zellen sich die Mitosen fanden. SCHAFFER bezeichnete die Körnchenzellen als becherzellenähnliche Gebilde von noch unermittelter Bedeutung.

In demselben Jahre (1891) veröffentlichte NICOLAS (24) eine genaue Untersuchung über die Körnchenzellen. Wie PANETH, fand er sie beim Menschen, bei der Ratte und der Maus, außerdem aber auch bei der Fledermaus und beim Eichhörnchen. Er beobachtete sie auch bei der Eidechse im Grunde der Furchen, welche die Falten des Dünndarmes von einander trennen und welche mit Fug als mit den LIEBERKÜHN'schen Krypten bei den Säugethieren homolog betrachtet werden können.

Die Ergebnisse, zu denen NICOLAS gekommen ist, ergänzen theils PANETH's Ergebnisse, theils weichen sie in einigen Punkten von ihnen ab.

NICOLAS unterscheidet im Grunde der Krypten drei Arten von Zellen:

1) Zellen, welche mehr oder weniger mit Körnchen gefüllt sind, die in den Maschen des Protoplasmas eingeschlossen liegen. Diese Körnchen zeigen sich nach der Fixirung in FLEMMING'scher Flüssigkeit und Färbung mit Safranin homogen und gleichmäßig grau beim Menschen, bei der Ratte und der Fledermaus. Bei der Maus und dem Eichhörnchen bestehen sie dagegen aus zwei Substanzen, aus einer grauen Hauptmasse, auf welcher ein halbmondförmiger, roth gefärbter Körper sitzt. Nur die allerkleinsten Körnchen sind gleichmäßig roth gefärbt; 2) Zellen ohne Körnchen, von denen einige ein klares, wenig dichtes, andere ein mehr kompaktes Protoplasma haben; und 3) sehr schmale, intensiv gefärbte Zellen.

Bei der Maus hat NICOLAS eigenthümliche, kugelähnliche, bisweilen halbmondförmige Bildungen, »enclaves«, beobachtet, die in einigen Epithelzellen im Grunde der Krypten, ein bis zwei in jeder Zelle, vorkommen. In der Regel scheint die Zelle gleichzeitig keine Granula zu enthalten. Im Ganzen und Großen zeigen sie dasselbe Verhältnis wie die eben beschriebenen Zellengranula, sind aber viele Male so groß. NICOLAS sieht sie als Produkte an, die von dem Protoplasma und dem Kerne gemeinsam gebildet sind.

Im Gegensatz zu PANETH hebt NICOLAS hervor, dass die Kerne der Körnchenzellen niemals verschwinden, wohl aber in ihren Dimensionen und in ihrer Konstitution bedeutende Veränderungen erleiden. Wenn die Zelle ad maximum mit Körnchen gefüllt ist, liegt der Kern plattgedrückt an ihrer Basis, und er kann dann leicht der Aufmerksamkeit entgehen; eine sorgfältige Untersuchung einer Schnittserie kann jedoch seine Gegenwart darthun. In dem Verhältnis, dass der Kern nebst einem Theile des protoplasmatischen Netzwerkes in der Zelle zurückbleibt, wenn dieselbe ihren körnigen Inhalt entleert, liegt die Möglichkeit für eine Rekonstitution der Zelle. Ein solcher Process findet auch in der That statt, und zwar wahrscheinlich in folgender Weise:

Nach der Entleerung der Körnchen präsentiren sich die Zellen eine Zeit lang als schmale, stark färbbare Elemente. Hierauf werden die Körnchen auf Kosten des Protoplasmas neu gebildet, nehmen an Größe zu und werden schließlich von Neuem in das Drüsenlumen ausgestoßen. Solchergestalt durchlaufen die Drüsenzellen einen sekretorischen Kreisgang, dessen Dauer sich nicht näher bestimmen lässt.

NICOLAS hebt weiter hervor, dass die Körnchenzellen keinerlei Ähnlichkeit mit den Becherzellen haben, was eine vergleichende Untersuchung dieser Elemente auch deutlich zeigt.

Was das weitere Schicksal der Körnchenzellen betrifft, so betrachtet es NICOLAS als unbestreitbar, dass sie, aus der Zelle ausgestoßen, zusammenschmelzen und sich mit Schleim vermischen, dadurch ein wirkliches Sekretionsprodukt bildend, welches man in den Lumina der Drüsen unter der Form von stark gefärbten, feinfädigen Coagula wiederfindet.

Diese sind, in Kürze wiedergegeben, NICOLAS' Ergebnisse.

Eine ersehnte Gelegenheit, die Richtigkeit seiner Regenerationstheorie zu prüfen, fand BIZZOZERO (16b, Bd. XL, p. 345) bei der Untersuchung der PANETH'schen Zellen. Er stellte folgende Fragen zur Beantwortung auf: »Woher kommt es, dass sich diese Zellen in demjenigen Theil der Drüse finden, in welchem meiner Ansicht nach der Regenerationsherd des Darmepithels belegen zu sein pflegt? In welchem Verhältnis stehen sie zu den die Schleimsubstanz secernirenden Elementen?«

Sein Material, bestehend aus Stücken vom Duodenum der Maus, fixirte BIZZOZERO theils in einer koncentrirten Wasserlösung von Pikrinsäure, theils in FLEMMING's oder HERMANN's Flüssigkeit, vorzugsweise jedoch in der letztgenannten.

BIZZOZERO's Untersuchung führte zu dem Ergebnis, dass die PANETH'schen Zellen nichts Anderes als jugendliche Formen von Schleimzellen seien. Um diese Behauptung zu beweisen, sucht er darzuthun, dass die Körnchen- und Schleimzellen keine scharf von einander geschiedene Zellformen sind, sondern dass man im Gegentheil durch genaue Beobachtung und Anwendung geeigneter Methoden gradweise Übergangsformen zwischen ihnen nachweisen kann.

Für den genannten Zweck bedient er sich einiger Farbenreaktionen, die ihm besonders geeignet zu sein scheinen, die Schleimsubstanz auch in kleinen Quantitäten nachzuweisen. Diese Reaktionen sind folgende:

Fixirt man das Material in Alkohol oder Pikrinsäure und tingirt man mit einer Wasserlösung von Safranin, so nimmt der Schleim eine intensiv gelbe Farbe an. In Stücken, die in FLEMMING's oder, was noch besser ist, in HERMANN's Flüssigkeit fixirt sind, färbt sich die Schleimsubstanz mit Methylenblau oder mit Hämatoxylin sehr hübsch, während alle anderen Theile des Gewebes ungefärbt verbleiben. Es ist besonders diese letzte Reaktion, deren sich BIZZOZERO zur Lösung seiner Aufgabe bedient hat.

Das Ergebnis seiner mittels der erstgenannten Methode ausgeführten Untersuchungen formulirt BIZZOZERO wie folgt (p. 353): »Die Körnchen der PANETH'schen Zellen zeigen eine lebhaft rothe Farbe, wie das Protoplasma und der Kern, und die zwischen ihnen liegende Substanz bleibt ungefärbt oder nimmt eine etwas gelbliche Farbe an; die vollkommenen schleimbereitenden Zellen dagegen werden von einem aufgequollenen und gelb gefärbten, homogenen Schleimsubstanzklümpchen ausgedehnt. Zwischen jenen Zellen und diesen existirt sodann eine ganze Reihe von Übergangsformen, dargestellt durch Zellen, deren Sekret immer kleiner werdende rothe Körnchen, getaucht in eine immer reichlicher werdende und intensiv gelb gefärbte Substanz, enthält.«

Ein ähnliches Verhältnis zeigt sich, wenn man Schnitte von Stücken untersucht, die in Hermann's oder Flemming's Flüssigkeit gefärbt und mit Hämatoxylin, Safranin, Vesuvin oder Methylenblau tingirt sind. Man findet nämlich Übergangsformen, die sich dadurch kennzeichnen, dass ihr Sekret aus Körnchen besteht, welche die Farbenreaktionen der Paneth'schen Körnchen darbieten, aber in einer Substanz eingebettet liegen, die dagegen die Reaktionen der Schleimsubstanz zeigt.

Durch Doppelfärbung mit Safranin und Hämatoxylin von Material, das in Hermann's Flüssigkeit fixirt war, konnte Bizzozero noch einen Beweis für die Richtigkeit seiner hier vorn angeführten Ansicht beibringen. Bei der Färbung nach der genannten Methode nehmen nämlich die Körnchen in den Paneth'schen Zellen eine glänzend rothe Farbe an, während sich diejenigen, aus denen sich die voll ausgebildete Schleimsubstanz bei genauer Untersuchung zusammengesetzt zeigt, violett färben. Betrachtet man nun die Sekretklümpchen in den sogenannten Übergangsformen, so findet man, dass sie aus zwei Arten von Körnchen bestehen, nämlich aus violetten ohne scharfe Kontouren und aus kleinen, lebhaft roth gefärbten, die zwischen den violetten eingestreut liegen.

Seine Ergebnisse fasst Bizzozero (p. 356) in folgende Worte zusammen: »Diese Beobachtungen zeigen also, dass die Paneth-schen Zellen junge Schleimzellenformen darstellen. Sie secerniren große, glänzende, safranophile Körnchen, die sie in das Drüsenlumen ergießen. Älter werdend fahren sie eine gewisse Zeit lang fort, Körnchen von gleicher Natur zu secerniren, die jedoch kleiner sind, und gleichzeitig scheiden sie auch Körnchen aus, die sich intensiv mit Hämatoxylin färben. In einem weiteren Stadium hört die Erzeugung von safranophilen Körnchen ganz und gar auf und das Sekretklümpchen wird gänzlich von mit Hämatoxylin färbbaren Körnchen gebildet; die Zelle ist so eine wirkliche Schleimzelle geworden. Während nun diese Veränderungen im Innern der Zelle stattfinden, nimmt diese auch die den Schleimzellen eigene Kelchform an und rückt allmählich vom Blindsack der Drüsen nach deren Mündung hinauf, und dann auch auf die Zotten.«

Weiter hebt Bizzozero hervor, dass die Neubildung von Zellen im Duodenum der Maus sehr lebhaft ist. Die zahlreichen Mitosen werden in der Regel in der unteren Hälfte der Krypte angetroffen. Sie beginnen im Blindsack, und zuweilen findet man sie in der äußersten Spitze desselben zwischen zwei Paneth'schen Zellen. Die in der Mitosis befindlichen Kerne scheinen stets Zellen von einem protoplasmatischen Aussehen anzugehören. In Zellen, die bereits Schleim enthielten, konnte der Autor keine Mitosen sehen, doch will er die Möglichkeit ihres Vorkommens auch in solchen Elementen nicht verneinen.

BIZZOZERO's hier referirtes Ergebnis seiner in Betreff der Natur der PANETH'schen Zellen ausgeführten Untersuchungen scheint also eine sehr wichtige Stütze für seine Regenerationstheorie zu liefern. Es giebt jedoch Forscher, die sich BIZZOZERO's Auffassung nicht anschließen. So schreibt z. B. OPPEL (15, p. 327): »Ich bin der Ansicht, dass die von verschiedenen Forschern bei verschiedenen Thieren beschriebenen eigenartigen, oft körnchenhaltigen Zellen im Grunde der LIEBERKÜHN'schen Drüsen zum großen Theil nicht Jugendformen der höher oben in den Drüsen gelegenen Zellformen, sondern eigentliche Drüsenzellen sind, deren Aufgabe es ist, den Darmsaft zu bilden.«

Hinsichtlich der Funktion der LIEBERKÜHN'schen Krypten mag zum Schluss noch eine Beobachtung von OPPEL (l. c.) aus dem vergangenen Jahre (1897) angeführt werden. Er fand nämlich bei der Untersuchung des Darmkanals von einer Art Stachelameisenfresser (Echidna aculeata var. typica) im unteren Ende der Krypten eine eigenthümliche Art von Zellen, deren gegen das Drüsenlumen gerichtete Spitzen Körnchen enthielten. »Sie machen den Eindruck typischer Drüsenzellen; die Körnchen nehmen mit Eosin eine intensive Färbung an, so dass eine gekörnte Innenzone entstand, welche an Deutlichkeit hinter der, welche sich im Pankreas z. B. der Säuger darstellen lässt, nur wenig zurückstand. Die Breite der gekörnten Innenzone nimmt allmählich ab, bis sie von da an, wo deutliche Becherzellen auftreten, ganz schwindet.«

Wie aus der hier gegebenen Übersicht der Litteratur hervorgeht, stehen sich gegenwärtig in der Frage von der Funktion der LIEBERKÜHN'schen Krypten und den in ihnen enthaltenen Körnchenzellen hauptsächlich zwei Ansichten gegenüber: auf der einen Seite BIZZOZERO's Theorie, nach welcher die genannten Organe nur einen Regenerationsherd für das Epithel bilden und die Körnchenzellen in Übereinstimmung damit junge Schleimzellenformen sind, und auf der anderen Seite die von SCHWALBE, OPPEL u. A. vertretene Ansicht, dass sie wirkliche Drüsen sind und die Körnchenzellen typische secernirende Elemente darstellen, die sich in ihrer Struktur und der

Beschaffenheit des Sekrets deutlich von den Schleimzellen unterscheiden; Übergangsformen zwischen ihnen finden sich nicht.

Welche von diesen beiden Ansichten ist nun die richtige?

Um eine Antwort auf diese Frage geben zu können, habe ich eine Reihe von Untersuchungen ausgeführt, über deren Ergebnis ich mir erlaube, in dem Folgenden näher zu berichten.

Eigene Beobachtungen.

A. Präparationsmethoden und Untersuchungsmaterial.

Einer besonderen Schwierigkeit begegnete ich gleich im Anfange meiner Arbeit, als es galt, für den Zweck geeignete Fixirungs- und Präparationsmethoden zu wählen.

Ein Jeder, der sich mit der modernen Drüsenhistologie beschäftigt hat, dürfte zur Genüge erfahren haben, welche empfindliche Bildungen diese Zellengranula sind und wie leicht sie sich, wenn man eine weniger geeignete Fixirungsmethode anwendet, verändern und dann der Aufmerksamkeit entgehen. Ich habe in dieser Hinsicht bittere Erfahrungen gemacht und dabei einen nicht geringen Verlust an Zeit erlitten.

Ich bin daher dem Professor der Histologie am Karolinischen Institut zu Stockholm, Herrn Dr. Erik Müller, der mir geeignete Präparationsmethoden angewiesen und mich bei meiner Arbeit, der er mit dem lebhaftesten Interesse gefolgt ist, mit gutem Rath unterstützt hat, zu großem Dank verpflichtet, und es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Herrn Professor E. Müller für die mir geleistete werthvolle Hilfe und das freundliche Entgegenkommen die ganze Zeit, die ich die große Vergünstigung gehabt habe, in seinem Laboratorium zu arbeiten, hier meinen ergebensten Dank öffentlich auszusprechen.

Die Fixirungsflüssigkeit, die mir die besten Dienste gethan hat, ist eine Mischung von Bichromat und Formalin. Eine solche Mischung ist von Kopsch (33, p. 727) als Ersatz für die bei der Golgi'schen Imprägnation mit Chromsilber angewandte Mischung von Osmium und Bichromat empfohlen und von Erik Müller (23b, p. 625) zur Fixirung von Organstücken, die hernach nach gewöhnlichen Färbungsmethoden behandelt wurden, angewandt worden.

Die Fixirungsmethode ist folgende. Kleine Stücken des völlig frischen Organs werden für 24 Stunden in eine neu bereitete Mischung von 40 Volumentheilen 3%igen Kaliumbichromats und

10 Theilen Formalin (40 %) und darauf für 3 bis 4 Tage in eine 3%ige Kaliumbichromatlösung gebracht, sodann 3 Stunden in rinnendem Wasser ausgewaschen und in Alkohol von steigendem Procentgehalt (70, 82, 95 % und absoluter Alkohol), je 24 Stunden gehärtet.

Außer dieser Methode habe ich auch Fixirung mit FLEMMING's oder HERMANN's Flüssigkeit und Mischungen von Sublimat und Formalin oder von Pikrinsäure und Formalin angewandt. Die Ergebnisse, welche die letztgenannten Methoden geliefert haben, sind jedoch entschieden denjenigen unterlegen, die ich mit der zuerst beschriebenen Methode erhalten habe.

FLEMMING's und HERMANN's Flüssigkeiten, die von BIZZOZERO (16 b, Bd. XL, p. 350), NICOLAS (24, p. 2) und GALEOTTI (30, p. 466) besonders empfohlen worden sind, habe ich für meinen Theil, in Übereinstimmung mit PANETH (17, p. 178), weniger geeignet gefunden, denn sie konserviren die Strukturen der in den Zellen befindlichen Körnchen nicht in befriedigender Weise und vermindern dazu die Tingirbarkeit der Schnitte für verschiedene Farbstoffe, wovon ich mich wiederholentlich durch komparative Untersuchung nach verschiedenen Methoden fixirter, aber auf dasselbe Objektglas gelegter und auf ihm gefärbter Schnitte habe überzeugen können.

Ich schließe mich desshalb der Ansicht von PANETH (17, p. 178) an, welcher sagt: »Die FLEMMING'sche Lösung zerstört die Zellen, so dass man sich im Fundus der Krypten gar nicht auskennt; es bleibt eventuell ein Netzwerk in den Zellen, oder dieselben sind an tingirten Präparaten diffus gefärbt.«

Die guten Ergebnisse, die ich mit der oben genannten Mischung von Bichromat und Formalin erhalten habe, geben mir das Recht, diese Mischung den Forschern, die sich mit Studien auf dem Gebiete der Drüsenhistologie beschäftigen, zu empfehlen.

Es kann indessen die Fixirung aus Ursachen, die ich nicht habe erforschen können, zuweilen auch mit dieser Methode misslingen. Man muss desshalb, wenn die Forschung nach Körnchenzellen ein negatives Ergebnis liefert, neues und so frisches Material wie möglich nehmen und von Neuem fixiren.

Von den Tinktionsmethoden wandte ich zuerst die Eisenhämatoxylinmethode, und zwar sowohl nach M. HEIDENHAIN's Modifikation von BENDA's älterer Methode, wie nach BENDA's neueren Angaben an. Der Unterschied zwischen diesen beiden Methoden ist mir jedoch nicht als sehr in die Augen fallend erschienen; vielleicht zeigen sich die nach der letzteren Methode tingirten Präparate mehr frei von amorphen Niederschlägen.

Die nach BENDA's neuer Methode gefärbten Präparate habe ich zuweilen noch mit verdünnter Rubin- oder Säurefuchsinlösung oder auch mit Safranin tingirt, wo dann die Schleimelemente deutlicher hervortraten.

Die Eisenhämatoxylinmethode zeichnet sich vor anderen Tinktionsmethoden sowohl durch die Sicherheit in ihren Ergebnissen, wie durch die Schärfe aus, mit welcher in den nach ihr gefärbten Präparaten die Details hervortreten. Auf einen schwachen Punkt will ich aber gleichwohl hinweisen. Da sich die Granula zum Theil schwarz färben und das Protoplasma eine mehr oder weniger intensive blaue Farbe annimmt, ist nämlich der Unterschied in der Farbe oft weniger merkbar und es kann dann die Gegenwart von Granula leicht der Aufmerksamkeit eines weniger geübten Beobachters entgehen.

Ich suchte desshalb nach einer Methode, welche die Granula deutlicher hervortreten lässt und zugleich die acido- und basophilen Elemente unter ihnen differenzirt.

Ein solche Methode glaubte ich in EHRLICH-BIONDI's[1] bekannter Dreifarbenmischung gefunden zu haben. Es zeigte sich indessen bald, dass sich diese Tinktionsmethode in ihrer gegenwärtigen Form für Material, das in FLEMMING's und HERMANN's Flüssigkeit fixirt ist, durchaus gar nicht eignet. Aber auch nach Fixirung mit Bichromat-, Sublimat- oder Pikrinsäure-Formalinmischungen war das mit dieser Methode erhaltene Ergebnis nicht befriedigend, da die Schnitte auch bei noch so schneller Spülung in 90—96procentigem Alkohol zum großen Theil ihre Farbe verloren. Bei mikroskopischer Untersuchung zeigten die Gewebe im Allgemeinen nur eine schwache Säurefuchsinfarbe, während die Kerne beinahe farblos und die Zellengrenzen undeutlich waren. Die grüne Farbe war beinahe ganz aus den Schnitten verschwunden. Im Gegensatz hierzu zeigten sich die Granula intensiv gefärbt, und dieselben hoben sich schon bei schwacher Vergrößerung deutlich von dem schwach gefärbten Hintergrunde ab. Die Methode zeigte mithin selbst in dieser mangelhaften Form eine gewisse Anwendbarkeit.

---

[1] Ich wende anstatt des Namens BIONDI-HEIDENHAIN's Methode diesen Namen an, weil er, da EHRLICH für das Studium der Leukocyten die Anwendung von Orange, Säurefuchsin und Methylgrün, jedes Farbstoffes für sich (RAWITZ, 19), vorgeschlagen und BIONDI nachher diese Farben in bestimmten Mengen zu einer Flüssigkeit vermischt hat, richtiger ist.

Das Ergebnis der Methode war dasselbe, auch wenn der Schnitt eine Zeit von zwei Tagen oder länger in der Färbeflüssigkeit gelegen hatte. Da ich annahm, dass der Fehler in der Untauglichkeit der Farbenlösungen oder in der weniger guten Beschaffenheit der Anilinfarben liegen könnte, versuchte ich wiederholt, neue Lösungen zu bereiten von Pulvern, die theils von Dr. Grübler, theils von der Berliner Aktiengesellschaft für Anilinfarbenfabrikation gekauft waren. Diese Versuche waren jedoch mit keinem nennenswerthen Erfolg gekrönt. Als am besten erwies sich die Ehrlich-Biondi-Heidenhain'sche Dreifarbenmischung in Pulvern, die von Dr. Grübler bezogen waren.

Farbenlösungen, nach der Anweisung von Krause (31, p. 59) bereitet, waren nicht anwendbar, weil sie Methylgrün in so großer Menge enthielten, dass die Schnitte beinahe nur grün gefärbt wurden.

Versuche mit der von Galeotti (30, p. 466) für die Tinktion der Granula vorgeschlagenen Methode gaben sehr wenig befriedigende Resultate.

Auch die Versuche mit Ehrlich's Triacidlösung und Bergonzini's Farbenmischung fielen etwas schlechter aus, als die mit Ehrlich-Biondi's Flüssigkeit.

Weiter kam ich auf den Gedanken, durch eine Art Beizung die Empfänglichkeit der Gewebe für die Farbenmischung zu vermehren. Ich wendete hierzu, nach Krause's Vorschlag (31, p. 59), $^1/_5$proc. Essigsäure an, worin die Schnitte ein bis zwei Stunden liegen gelassen wurden. Außerdem machte ich die Farbenlösung halb so stark (0,6 anstatt 0,4 g von Dr. Grübler's Pulver auf 100 ccm Wasser). In dieser Weise gelang es mir, etwas bessere Ergebnisse zu erreichen.

Indessen bin ich, aus Mangel an Zeit, meine Versuche fortzusetzen, noch nicht weiter gekommen, als dass ich den Weg kennen gelernt habe, den man möglicherweise einschlagen kann, um die Ehrlich-Biondi'sche Methode auch für anderes Material als das in gesättigter Sublimatlösung fixirte, namentlich aber für solches geeignet zu machen, das mit der oben erwähnten Bichromat-Formalinmischung behandelt worden ist. Ich will jedoch gleich hinzufügen, dass mir die Aussichten, die Methode für Material geeignet machen zu können, das in Osmiumsäuremischungen fixirt worden ist, äußerst gering zu sein scheinen. Vielleicht sind auch kleinere Modifikationen der Methode für verschiedene Organe erforderlich.

Ich habe ferner eine Anzahl Schnitte, theils ohne, theils mit vorhergehender oder nachfolgender Färbung mit Delafield's Hämatoxylin, mit Safranin tingirt, um zu ermitteln, wie die Körnchen- und Schleimzellen sich zu diesen Farbstoffen verhalten und ob sich zwischen ihnen Übergangsformen nachweisen lassen. Zu dieser Untersuchung habe ich vorzugsweise das in FLEMMING's oder HERMANN's Flüssigkeit fixirte Material angewandt.

Schließlich habe ich Versuche mit GOLGI's schnell wirkender Chromsilberimprägnationsmethode ausgeführt, um zu sehen, ob in oder zwischen den Körnchenzellen Sekretkapillaren zu entdecken sind.

Bei der Einbettung des Materials habe ich ausschließlich die Chloroform-Paraffinmethode angewandt.

Die Dicke der Schnitte betrug 2,5—3 μ.

Außer dem fixirten und tingirten Material habe ich, in den Fällen, wo es mir möglich gewesen ist, auch frisches Material untersucht.

Da es, wie gesagt, mein Plan gewesen ist, zu ermitteln, ob man mit den modernen histologischen Methoden in den LIEBERKÜHN'schen Krypten der verschiedenen Thiere eine sekretorische Wirksamkeit nachweisen kann, so habe ich danach gestrebt, so viele Thiere zu untersuchen, wie mir meine durch äußere Verhältnisse begrenzte Zeit erlaubt hat. Ich habe mikroskopisch Stücke sowohl vom Dünn-, wie vom Dickdarm bei der Maus, dem Meerschweinchen, dem Kaninchen, dem Rinde, dem Schafe, dem Pferde, dem Schweine, dem Hunde und der Katze untersucht.

Von allen Thieren, die ich untersucht habe, hat die weiße Maus die hübscheste und reichste Körnchenstruktur dargeboten. Ich beginne desshalb den Bericht über meine mikroskopischen Beobachtungen mit den Befunden bei diesem Thiere.

B. Ergebnisse der Untersuchungen.

1. Weiße Maus.

a) Die LIEBERKÜHN'schen Krypten.

Um die Veränderungen zu vermeiden, welche die Fixirungs- und Tinktionsflüssigkeiten in den Geweben verursachen, und um Vergleichungspunkte mit den Ergebnissen zu gewinnen, die man bei der Untersuchung von fixirten und tingirten Schnitten erhält, ist es nothwendig, Präparate von frischem Material zu untersuchen.

Da die Darmwand bei der weißen Maus sehr dünn ist, erhält man leicht instruktive Präparate, wenn man ein kleines Stück aus dem Dünndarm herausschneidet, es auf ein Objektglas legt und mit einem Deckglas einen gleichmäßigen, allmählich zunehmenden Druck auf dasselbe ausübt. Oft gelingt es dann, eine Menge gut erhaltene LIEBERKÜHN'sche Krypten zu sehen. Betrachtet man dieselben bei mittelmäßiger Vergrößerung, so findet man die Grundtheile aller Krypten mit verhältnismäßig großen, glänzenden und durchsichtigen Körnchen gefüllt, welche dicht gedrängt liegen und den größten Theil der betreffenden Zellen einzunehmen scheinen. Ein Theil Körnchen liegt frei in dem nach unten etwas erweiterten Lumen der Krypte.

Ich bin nicht in der Lage, ein solches Bild von frischem Material mittheilen zu können. Als ein Übersichtsbild von ähnlichem Aussehen weise ich indessen auf Fig. 8 hin, die nach einem ungefärbten Schnitt aus einem in Bichromat-Osmiumsäurelösung gehärteten Material gezeichnet ist.

Untersucht man in Bichromat-Formalinmischung fixirte und mit EHRLICH-BIONDI's Flüssigkeit tingirte Schnitte, so sieht man schon bei schwacher Vergrößerung den Grund der Krypten viel dunkler gefärbt, als die übrigen Theile des Schnittes. Bei stärkerer Vergrößerung findet man, dass die intensiv tingirten Zellen eine ziemlich bedeutende Menge Körnchen von verschiedener Farbe und Größe enthalten. So zeigen uns die Fig. 3 und 4, die derselben Schnittserie angehören, Körnchen von gelber, grüngelber, dunkel olivengrüner und rother Farbe. Meistentheils kommen in einer Drüsenzelle nur Körnchen von derselben Farbe vor, doch trifft man zuweilen auch solche Zellen mit verschieden gefärbten Körnchen. Aber auch Körnchen von derselben Farbe unterscheiden sich durch die Intensität ihrer Farbe, welches Verhältnis am deutlichsten bei den in Säurefuchsin tingirten Körnchen hervortritt. Eine geringere Anzahl Körnchen liegt frei im Lumen. Die Kerne der Körnchenzellen treten bei Anwendung dieser Tinktionsmethode etwas undeutlich hervor, doch lassen sie sich oft durch verschiedene Einstellung beobachten. Dagegen kann man nicht mit Sicherheit die Gegenwart eines protoplasmatischen Netzwerkes zwischen den Körnchen konstatiren; dieselben erscheinen vielmehr durch helle Zwischenräume von einander getrennt.

Höher nach oben in der Krypte sieht man die typischen Schleimzellen (Fig. 3 *b*) mit einem farblosen Schleimpfropfen und einem schmalen, röthlichen Fußtheil.

Übergangsformen zwischen Körnchen- und Schleimzellen habe ich nicht gefunden.

In Fig. 5, die demselben Schnitt wie Fig. 4 angehört, sind alle

Körnchen vom Säurefuchsin roth gefärbt. In den meisten Zellen befinden sie sich in einem gewissen Abstand von der Zellwand, die oft deutliche, halbkreisförmige Eindrücke von Körnchen zeigt, welche in ihren Nischen gelegen haben. Die Körnchen selbst sind mehr oder weniger zusammengeschmolzen und liegen theils in der Mitte der gegen das Lumen der Krypte offenen Zellen, theils, oft eine zusammenhängende Masse bildend, als homogene, rothgefärbte Klumpen in dem weiten Lumen. Unter den Körnchenzellen finden sich einige körnchenlose, zusammengedrückte Drüsenzellen. Eine Anzahl nahegelegene Krypten zeigen vollkommen dasselbe Aussehen wie in der eben beschriebenen Figur.

Das in Fig. 5 wiedergegebene mikroskopische Bild scheint mir unzweideutig von einer Sekretion von den Epithelzellen im Grunde der LIEBERKÜHN'schen Krypten zu zeugen.

Untersucht man sorgfältig eine größere Anzahl solcher Schnitte, wie die in den Fig. 3, 4 und 5 abgebildeten, so gelangt man zu folgender Auffassung des in den eben genannten Zellen stattfindenden Sekretionsprocesses.

In den gewöhnlichen oder protoplasmatischen Drüsenzellen treten zuerst eine Anzahl ganz kleine Körnchen auf, welche an Anzahl und Größe zunehmen und schließlich den größten Theil der Zelle füllen, während der Kern, von einem kleinen Rest Protoplasma umgeben, dicht an die Basis der Zelle gedrückt wird. Zugleich erleiden die Körnchen, was aus ihrem wechselnden Verhalten zu den Farbstoffen in EHRLICH-BIONDI's Flüssigkeit hervorgeht, Veränderungen in ihrer chemischen oder physikalischen Konstitution.

Es ist mir oft so vorgekommen, als ob die jüngeren Körnchenzellen grüne, grüngelbe oder gelbe und die etwas älteren intensiv roth gefärbte Körnchen enthielten, während die ältesten Zellen, die im Begriff stehen, ihren Inhalt zu entleeren, Körnchen von einer schwächeren rothen Farbe zeigen (siehe Fig. 5).

Als wahrscheinlich kann man ferner annehmen, dass sich ein großer Theil der Körnchenzellen an der Stelle, wo sie entstehen, auch entwickeln und ihren Inhalt entleeren.

Eine größere Deutlichkeit in den Einzelheiten tritt hervor, wenn man in Eisenhämatoxylin tingirte Schnitte untersucht (Fig. 6 und 7). Man findet in solchen Schnitten zwei Arten von Körnchen, nämlich: 1) Körnchen von blauer Farbe, einige heller, die anderen dunkler, beinahe schwarz gefärbt, und 2) schwach grau gefärbte oder farblose

Körnchen. Die erstgenannten sind alle von sphärischer Form und sehr wechselnder Größe, die letztgenannten kantig und den erstgenannten an Größe überlegen.

Von den Zellen im Grunde der Krypte verdienen zwei Formen besonders hervorgehoben zu werden: 1) eine nicht geringe Anzahl schmale, sehr intensiv tingirte Epithelzellen von pyramidalischer Form, die entweder gar nicht, oder nur mit einer linearen Spitze bis zum Lumen reichen (Fig. 6 *b*), und 2) einzelne Zellen mit einem schwach tingirten protoplasmatischen Netzwerk mit einer Menge kleiner dunkler Körnchen in seinen Knotenpunkten; die zwischen den Körnchen liegenden Maschen erscheinen hell, gleichsam leer. Von den übrigen protoplasmatischen oder den gewöhnlichen Drüsenzellen zeigen einige feine, dunkle, längsgehende Streifen, die aus kurzen Stäben zusammengesetzt sind, andere dagegen eine Anzahl ganz feine, in einer homogenen Protoplasmamasse eingebettet liegende Körnchen.

Ich muss hier hinzufügen, dass nicht jeder Schnitt alle hier beschriebenen Verhältnisse zu gleicher Zeit zeigt. Am seltensten sind, so viel ich gefunden habe, die Zellen, die die großen, kantigen, schwach grau gefärbten oder klaren Körnchen enthalten, und die Zellen mit einem deutlichen Netzwerk und feinen Körnchen. In der Mehrzahl der Schnitte habe ich nur Körnchen von dunkelblauer Farbe und wechselnder Größe beobachtet.

Man kann nun die Frage aufwerfen, welche Rolle die hier geschilderten Elemente spielen.

Was zuerst die zwei Arten von Körnchen, gefärbte und ungefärbte, betrifft, so kann man sich zwei Möglichkeiten denken: entweder sind sie wirklich in ihrer Art und chemischen Konstitution verschieden, oder auch repräsentiren sie nur verschiedene Entwicklungsphasen von einer und derselben Körnchenart. Ich huldige der letzten Ansicht, und zwar aus folgenden Gründen. In den frischen Präparaten, gleichwie in den mit Bichromat-Osmiumsäure fixirten, kann man auch bei stärkerer Vergrößerung keine andere, schärfer markirte Verschiedenheit zwischen den Körnchen finden, als ihre ungleiche Größe. Der Unterschied in ihrem Vermögen, das Licht zu brechen, erscheint weniger ausgeprägt, als z. B. bei den Speicheldrüsen. Die mit Ehrlich-Biondi's Flüssigkeit tingirten Schnitte zeigen Übergänge zwischen Körnchen von verschiedener Farbe; zuweilen findet man solche Körnchen auch in derselben Zelle. Weiter glückt es mitunter, in den mit Eisenhämatoxylin tingirten Schnitten in ein und derselben Zelle eine geringere Anzahl dunkel gefärbter

Körnchen zusammen mit grauen oder farblosen zu sehen. Ferner findet man einen derartigen Farbenwechsel, wie er von Altmann (22) und später von Erik Müller (23) beschrieben worden ist, bei den Sekretkörnchen verschiedener Drüsen.

Da die Untersuchungen des letztgenannten Forschers zum großen Theil mit denselben Fixirungs- und Tinktionsmethoden wie die meinigen ausgeführt sind, erscheint es mir als besonders geeignet, meine Ergebnisse mit den von ihm beim Studium der serösen Speicheldrüsen, der Schleimdrüsen und der Fundusdrüsen des Ventrikels erhaltenen zu vergleichen. Der Nutzen eines solchen Vergleichs ist um so viel größer, als man in den eben genannten Drüsen leichter als in den Lieberkühn'schen Krypten, besonders im Dünndarm, verschiedene Funktionszustände antrifft oder auf experimentellem Wege hervorrufen kann.

Mit klaren Beweisen thut Müller dar, dass das verschiedene Verhalten der Sekretkörnchen zu den Farbstoffen durch ihren verschiedenen Funktionszustand bedingt ist. So unterscheidet er z. B. in den serösen Speicheldrüsen (23 a, p. 318) drei Zellentypen: 1) helle Zellen mit großen farblosen und kleinen gefärbten Körnchen, die letzteren im intergranulären Netzwerk, 2) gefärbte Zellen mit großen gefärbten Körnchen, und 3) gefärbte Zellen mit kleinen gefärbten Körnchen (siehe Fig. 7). Diese Zellentypen gehen in einander über. Das Sekret geht aus den großen, farblosen Zellen hervor, die sich ihrerseits aus den großen, gefärbten Körnchen entwickeln, welche wieder von kleinen, gefärbten Körnchen von wechselnder Größe, die kleinsten auf der Grenze des Sichtbaren stehend, gebildet werden.

Was die Fundusdrüsen anbelangt, so formulirt Müller (23 b, p. 635) seine Ergebnisse wie folgt: »Sowohl in den Beleg-, wie in den Hauptzellen, entwickelt sich das Sekret aus Körnern, die, ehe sie sich in flüssiges Sekret umwandeln, zwei Stufen durchmachen, indem sie in den fixirten Präparaten erst stark färbbar sind, dann Farbstoffe nicht aufnehmen.«

Betrachtet man die Zeichnungen, die dieser Forscher seinen Aufsätzen beigefügt hat, so findet man eine schlagende Ähnlichkeit mit den von mir soeben beschriebenen Verhältnissen in den Lieberkühn'schen Krypten.

Gemäß der vorstehenden Darstellung sind also die farblosen oder schwach grau gefärbten Körnchen in diesen Krypten als das nächste Vorstadium des Sekrets zu betrachten. Sie entwickeln sich wieder aus den großen, gefärbten Körnern.

Was die Regeneration der großen gefärbten Körnchen betrifft, so betrachtet es Müller (23 a, p. 314) als aus seinen Beobachtungen unzweifelhaft hervorgehend, dass die kleinen Körnchen, die in den Knotenpunkten des intergranulären Netzwerkes zwischen den großen, farblosen Körnchen liegen, an Zahl und Größe zunehmen, um nachher, wenn sie eine gewisse Entwicklung erreicht haben, sich wieder zu verändern, so dass sie keine Farbstoffe mehr aufnehmen, um schließlich, die sog. Sekretvacuolen bildend, zusammenzuschmelzen. Die Drüsenzellen durchlaufen solchergestalt einen sog. sekretorischen Kreislauf in einem Zeitraum, dessen Länge sich nicht näher angeben lässt.

In Übereinstimmung mit diesem Forscher und Nicolas (24, p. 43) sehe ich eine Regeneration der Körnchenzellen in den Lieberkühn-schen Krypten, da bei der Entleerung der Sekretkörnchen der Kern nebst einem kleinen Protoplasmarest in der Zelle zurückbleibt, als in hohem Grade wahrscheinlich an; hinsichtlich der Weise aber, in welcher diese Regeneration stattfindet, haben mich meine Präparate zu keiner völlig bestimmten Ansicht geführt.

Für die von Müller verfochtene Ansicht spricht das weiter vorn erwähnte Verhältnis, dass man zuweilen Zellen mit einem schwach tingirten Netzwerk mit hellen Maschen und feinen Körnchen in seinen Knotenpunkten findet. Diese Zellen können ja mit Fug als Elemente bezeichnet werden, die ihre Sekretkörnchen ausgestoßen haben und nun im Begriff stehen, mit Hilfe der feinen, gefärbten Körnchen den Regenerationsprocess zu beginnen. Da diese Körnchen somit als die wichtigsten Bestandtheile des Protoplasmas und die eigentlichen und nächsten Vorgänger der Sekretkörnchen zu betrachten sind, werde ich sie, zum Unterschied von den entwickelten Sekretkörnchen oder Sekretgranula, hinfort »primäre Granula« nennen.

Obschon ich in der Hauptsache Müller's Auffassung von dem Verlauf des Regenerationsprocesses theile, glaube ich gleichwohl in Betreff der Epithelzellen in den Lieberkühn'schen Krypten eine Beobachtung mittheilen zu müssen, die Anlass zu einer etwas abweichenden Meinung geben könnte. Ich habe nämlich gefunden, dass die kleinen Sekretkörnchen oft zuerst in der Spitze von Zellen auftreten, die mit einem homogenen Protoplasma gefüllt sind, in dem ich keine primären Granula entdecken konnte. Es ist mir desshalb mitunter vorgekommen, als ob Sekretkörnchen auch aus dem, wenigstens scheinbar homogenen Protoplasma gebildet werden könnten.

Noch erübrigt die Frage von der Bedeutung der schmalen, sehr intensiv tingirten Epithelzellen.

Aus dem Verhalten der Zellen zu den Tinktionsmitteln geht klar hervor, dass ihr homogenes Protoplasma einen hohen Grad von Dichtigkeit besitzt. In wie fern diese Eigenschaft beständig oder zufällig und in diesem Falle durch Druck von den naheliegenden Zellen, namentlich den mit Sekretkörnchen gefüllten, hervorgerufen ist, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden. Der Umstand, dass der größere, gegen das Lumen gekehrte Theil der Zelle ganz schmal, linear ist, kann ja andeuten, dass die Zelle bereits den größten Theil ihres Inhalts entleert hat. Da typische Schleimzellen sowohl nach PANETH's (17, p. 179) und BIZZOZERO's (16b, Bd. XL, p. 349), wie nach meiner eigenen Erfahrung bei der Maus im Grunde der Krypten nur sehr selten zusammen mit Körnchenzellen vorkommen, scheint es annehmbar zu sein, dass hier ein Bild von einer entleerten Körnchenzelle, und nicht von einer entleerten Schleimzelle vorliegt. Das feine, protoplasmatische Netzwerk ist, in Ermangelung einer Stütze von den Sekretkörnchen oder unter dem Druck der wachsenden Körnchenzellen, zusammengefallen oder auch bei dem Ausstoßen der Körnchen zerrissen worden und zu dem plattgedrückten, im Grunde der Zelle liegenden Kern hinabgesunken.

Gegen eine solche Annahme spricht jedoch einigermaßen der Umstand, dass der Kern, wenn er bei schwächerer Intensität der Farbe beobachtet werden kann, hier selten, wie in der mit Sekret gefüllten Zelle, abgeplattet in der Richtung der Querachse der Zelle, sondern vielmehr, ausgestreckt, in der Längsrichtung derselben liegt. Diese Lage kann der Kern indessen dadurch erhalten haben, dass er nach der Entleerung des Sekrets gestrebt hat, seine frühere Form anzunehmen, dabei aber einem Seitendruck von den wachsenden Körnchenzellen begegnet ist, welcher erst mit der Entleerung dieser Körnchen aufhört, wodurch die geleerten Zellen Gelegenheit erhalten, sich ungestört zu regeneriren. Schließlich lässt es sich denken, dass die fraglichen Zellen wirklich von einer besonderen Art, mit besonderer chemischer Konstitution und Funktion, sind, eine Ansicht, die jedoch weniger plausibel erscheint, da man, wie auch NICOLAS (24, p. 44) hervorgehoben hat, Übergangsformen zwischen diesen intensiv tingirten, schmalen Zellen und den gewöhnlichen, hellen Drüsenepithelzellen ohne Körnchen findet. Es erscheint mir desshalb am wahrscheinlichsten, dass wir es hier mit entleerten Körnchenzellen oder möglicherweise mit gewöhnlichen Epithelzellen zu thun haben, die von den naheliegenden, wachsenden Körnchenzellen zusammengepresst worden sind. Für die erste Annahme spricht die Ähnlichkeit mit den sog. »schmalen Zellen« im Oberflächenepithel, welche Zellen ich in einem folgenden Kapitel besprechen werde. Da das Sekret, wie erwähnt worden, zuerst in den Spitzen der Körnchenzellen aufzutreten scheint, wird ja das Protoplasma in den Spitzen der nahegelegenen Zellen zuerst dem Druck ausgesetzt und dabei allmählich gegen die breitere Basis der Zelle hinab verschoben.

Über die schmalen, dunkel gefärbten Epithelzellen spricht sich Nicolas (24, p. 44) in folgender Weise aus: »Ces éléments intercalaires ne sont pas dûs à l'orientation de la coupe. On pourrait en effet penser que, les cellules de l'épithélium ayant la forme de pyramides à plusieurs pans, si le rasoir passe parallèlement à l'un des angles dièdres de l'une d'elles et en dehors du grand axe de la cellule, il n'enlèvera qu'une tranche de celle-ci. Cela arrive fréquemment, mais un examen attentif ne permet pas de confondre l'image qui en est le résultat avec les éléments effilés, à protoplasma compact et à noyau très-coloré, qui se distinguent si nettement des autres.«

Dem hier Gesagten schließe ich mich vollständig an.

Aus Nicolas' (24, p. 52) Schilderung des Verlaufes des Sekretionsprocesses geht außerdem hervor, dass er die fraglichen Zellen für geleerte Körnchenzellen ansieht, welche bei fortschreitender Regeneration zu gewöhnlichen, hell tingirten, protoplasmatischen Elementen umgebildet werden, aus denen sich nachher in ihrer Ordnung die Körnchenzellen entwickeln.

Paneth (17, p. 184) betrachtet es als wenig wahrscheinlich, dass die »schmalen Zellen« im Grunde der Krypten, die verhältnismäßig oft vorkommen, aus Becherzellen entstehen, die nur selten angetroffen werden. Wären es hinwieder junge, aus der Karyokinesis hervorgegangene Zellen, so müsste man sie oft paarweise antreffen, was nicht der Fall ist.

Eigenthümlich genug finde ich in Bizzozero's oft angeführtem Aufsatz nichts über den Ursprung und die mögliche Bedeutung dieser schmalen, dunkelgefärbten Epithelzellen gesagt.

Wie aus der vorstehenden Darstellung hervorgeht, sind für die vollständige Klarlegung der Frage von der Natur dieser interessanten Zellen fortgesetzte Untersuchungen erforderlich.

b) Die Schleimzellen im Oberflächenepithel.

Als es für mich galt, die Frage zu beantworten, in wie fern in den Krypten Übergangsformen zwischen Körnchen- und Schleimzellen zu beobachten seien, richtete ich meine Aufmerksamkeit auch auf die Schleimzellen im Oberflächenepithel. Ich machte dabei einige kleine Beobachtungen, die ich, da sie mich in der schwebenden Frage von der Natur und der Regeneration der Schleimzellen zu einer bestimmten Ansicht geführt haben, mir erlaube, hier mitzutheilen.

Betrachtet man das Oberflächenepithel bei der weißen Maus, dem Hunde, der Katze u. a. Thieren bei starker Vergrößerung, so findet man eine wechselnde, mitunter sehr große Anzahl von ganz schmalen, beinahe linearen Epithelzellen, die besonders intensiv tingirt sind, so dass sich die Kerne nur zufällig und mit Schwierigkeit entdecken lassen. Die Zellen scheinen in ihrer ganzen Länge ein homogenes, sehr kompaktes Protoplasma zu enthalten. Bei der Tinktion mit Eisenhämatoxylin sind diese »schmalen Zellen«, wie man sie benannt hat, beinahe schwarz und undurchsichtig; bei der Anwendung von Ehrlich-Biondi's Färbeflüssigkeit nehmen sie eine intensiv rothe Farbe an, lassen aber, wenn auch nur dunkel, einen äußerst stark abgeplatteten Kern hervortreten. Es ist diese letzte Tinktionsmethode, mit der ich eine Anzahl Zellenformen gefunden habe, die Übergangsstadien zwischen den genannten schmalen Epithelzellen und den vollkommen entwickelten Schleim- oder Becherzellen bilden.

Der Entwicklungsprocess scheint folgender zu sein.

Untersucht man Zellen, deren Breite etwas größer als die der »schmalen Zellen« ist, so gelingt es, bei Anwendung einer starken Immersionslinse, eines starken Oculars und guter Beleuchtung, einen in die Länge ausgezogenen Kern zu sehen, der an der Basis der Zelle belegen und von einem dunkel tingirten Protoplasma umgeben ist, während man in dem oberen und größeren Theil der Zelle eine hellere Substanz bemerkt, die sich aus kleinen, farblosen Körnchen zusammengesetzt zeigt. Wenn die Zellen noch mehr an Breite zugenommen haben, kann man in ihnen drei Substanzen unterscheiden: unten an der Basis den Kern, von einer kleinen Protoplasmamasse umgeben, in der Mitte eine Menge kleine, farblose Körnchen und oben an der Oberfläche einen homogenen, durchsichtigen Schleimklumpen.

Die Figur 9 zeigt zwei Schleimzellen in diesem Stadium.

Auch Nicolas hat in Fig. 42 Schleimzellen von derselben Struktur abgebildet, doch giebt er von ihnen weiter keine Beschreibung.

Je älter die Zelle wird, desto mehr vergrößert sich die homogene Schleimmasse auf Kosten des körnigen Theils der Schleimzelle; diese erreicht solchergestalt ihre Reife und ist fertig, ihren Inhalt zu entleeren. In einigen Zellen sieht man den Schleimklumpen schon zum Theil über das Niveau der angrenzenden Epithelzellen emporschießen. Nach seinem Ausstoßen findet sich nur noch der Kern und eine geringe Menge Protoplasma in der Zelle, ihre Wände fallen zusammen und sie erhält das Aussehen von einer »schmalen Zelle«, in der das Protoplasma allmählich neu gebildet wird.

Die hier beschriebenen mikroskopischen Bilder scheinen mir einen unzweideutigen Beweis für die Richtigkeit der Ansicht zu liefern, dass die Schleimzellen bei der Sekretion nicht untergehen, sondern nach der Entleerung des Sekrets regenerirt werden und solchergestalt in einer gewissen Zeit einen sekretorischen Kreislauf durchlaufen. Schließlich wird wohl die ganze Zelle ausgestoßen, und ihren Platz nehmen dann jüngere, durch Karyokinesis entstandene Elemente ein.

Durch die eben geschilderten Beobachtungen bin ich zu der Überzeugung gelangt, dass die »schmalen Zellen« im Oberflächenepithel neulich entleerte Becherzellen oder, mit anderen Worten, die jüngsten Formen dieser Zellen sind.

Nach dieser Auffassung entständen die schmalen Zellen also, wenigstens zum Theil, in loco und nicht durch die in den LIEBERKÜHN'schen Krypten stattfindende Karyokinesis.

Ich will noch einen Zusatz machen. Nach meinem Dafürhalten brauchen die Schleimzellen nicht alle die beschriebenen Stadien zu durchlaufen; bei einer intensiveren Reizung können sie möglicherweise ihren Inhalt entleeren, ehe sie das letzte Entwicklungsstadium, die Verwandlung des größten Theiles des Zelleninhalts in eine homogene Schleimmasse, erreicht haben.

Schließlich mag bemerkt werden, dass die weiter vorn beschriebene Bichromat-Formalinmischung ein recht gutes Mittel zu sein scheint, um die Struktur der Becherzellen, besonders was das Vorkommen des Sekrets als Körnchen in einem früheren Stadium betrifft, naturgetreu zu konserviren.

Meine eben beschriebenen, selbständig gewonnenen Ergebnisse stimmen, wie ich bei einem genaueren Studium der Litteratur gefunden habe, ziemlich gut mit den von einigen Forschern in neuerer Zeit gemachten Beobachtungen überein. Unter diesen Forschern will ich vor Allen MAJEWSKI (34) erwähnen, welcher fand, dass die Becherzellen bei der Katze, namentlich wenn sie sparsam in das Epithel eingestreut sind, nach der Injektion von Pilokarpin die Form von

»schmalen Zellen« annehmen. Nach zwei Tagen fangen sie an, sich wieder mit Schleim zu füllen, und am dritten Tage sind sie reichlich damit geladen. Eine vermehrte Proliferation der Epithelzellen konnte er dabei nicht konstatiren. In Folge dessen nimmt er an, dass der Schleim sich in demselben Element bildet, welches diesen Stoff enthält, ihn aber durch die Wirkung des Pilokarpins ganz und gar oder theilweise entleert hat.

Da einige Forscher, wie FISCHER, KRAUSE u. A., die Behauptung aufgestellt haben, dass die in verschiedenen Drüsenzellen beschriebene Körnchenstruktur nur ein durch die Einwirkung des Fixirungsmittels auf das lebende Eiweiß entstandenes Kunstprodukt sei, könnte ja diese Einwendung auch in Betreff der von mir und Anderen beobachteten Körnchen in den Schleimzellen gemacht werden. Um diesem Einwurf zu begegnen, will ich hier eine Beobachtung von GALEOTTI (30, p. 514) anführen.

Dieser Forscher hat sich durch die Untersuchung von Geweben, die intra vitam tingirt waren, davon überzeugen können, dass das Schleimsekret in einem bestimmten Moment der Produktion eine körnige Struktur hat, dass sich die Körnchen nachher zu einem einzigen Schleimtropfen vereinigen und dass also das körnige Aussehen des Schleimes in den fixirten Präparaten kein Kunstprodukt ist.

Weiter hat GALEOTTI (30, p. 515) die Sekretion von den Becherzellen im Magendarmkanal bei Geotriton fuscus in Material untersucht, das in HERMANN's Flüssigkeit fixirt und nach einer von ihm selbst vorgeschlagenen Methode mit Säurefuchsin und Methylgrün gefärbt war. Von dem Anfang dieses Processes sagt er: »Sobald der Schleimtropfen aus dem freien Ende einer Zelle ausgetreten ist, wird diese von dem umgebenden Cylinderepithelium zusammengepresst, so dass ihr Körper auf einen dünnen Streifen von Protoplasma reducirt wird, welcher das Aussehen einer Masse von Filamenten hat und nur in der Tiefe, in der Gegend des Kerns weit genug ist, um diesen zu beherbergen.«

Hier schildert GALEOTTI offenbar das Entstehen der »schmalen Zellen« in derselben Weise wie ich.

Indessen bereitet sich die Zelle für eine neue Sekretion. Der Impuls hierzu geht vom Kern aus. In diesem treten nämlich eine Anzahl mit Säurefuchsin tingirbare, kleine, gleichförmige Körnchen auf, die in das Protoplasma austreten und sich allmählich von dem Kern in der Richtung nach der Spitze der Zelle entfernen. Sie haben kaum die Mitte der Zelle erreicht, ehe sie anfangen, in ihrer chemischen Konstitution eine Veränderung zu erleiden, die sich dadurch zu erkennen giebt, dass die Zellen theils die Eigenschaft verlieren, sich mit Anilin zu färben, theils basophile Eigenschaften erwerben, kurz, sich in echtes Mucin verwandeln. Unterdessen nehmen die Schleimkörner an Größe zu. Wenn sie an dem freien Ende der Zelle angelangt sind, fließen sie zusammen und bilden eine einzige, intensiv grün gefärbte Masse. Nach der Injektion von Pilokarpin ist der Sekretionsprocess lebhafter, und dasselbe ist auch mit der Körnchenbildung der Fall, so dass sich, noch ehe der Schleimtropfen ausgetreten ist, schon andere grüne Körnchen in der Mitte der Zelle finden.

Auch diese Schilderung gleicht in vielen Hinsichten der von mir gegebenen, ungeachtet meine Beobachtungen, da mein Material zu gering war, nicht so in das Detail gehen, wie GALEOTTI's.

Die von diesem Forscher erwähnten feinen acidophilen Körnchen im Kerne habe ich in den Körnchenzellen beobachtet und dabei ist mir die Ähnlichkeit aufgefallen, die sich zwischen diesen Körnchen und den primären Granula im Protoplasma findet. Es erscheint mir als gar nicht unwahrscheinlich, dass der Impuls zur Sekretion vom Kerne ausgeht. Man hat ihn ja auch in Anbetracht der großen Rolle, die er im Leben der Zelle spielt, in einem glücklich gefundenen Gleichnis das »Gehirn der Zelle« genannt.

Auch PANETH (17, p. 134) spricht die Ansicht aus, dass die »schmalen Zellen« im Epithel nichts Anderes als Reste von Becherzellen sind. Über ihr weiteres Schicksal stellt er folgende Hypothese auf: »Aus den schmalen Zellen werden nun nach meiner Ansicht wieder gewöhnliche Epithelien. Dafür spricht vor Allem der Umstand, dass man sie mit dem charakteristischen Merkmal der Dünndarmepithelien, mit dem Bourrelet versehen, und auch sonst Übergangsstufen findet. Demgemäß würde jede Epithelzelle des Darmes von Zeit zu Zeit sich in eine Becherzelle verwandeln — wie oft, in welchen Intervallen, darüber weiß ich nichts. Sie würde ihr Sekret vornehmlich während der Verdauung entleeren, und dann wieder zu einer gewöhnlichen Epithelzelle werden. Dieser Process, durch den also dieselbe Zelle bald als absorbirendes, bald als secernirendes Organ thätig ist, würde sich unbestimmt oft wiederholen, so lange eben die Zelle existirt.«

Ich kann dieser hier angeführten Ansicht nicht beistimmen. Nach meiner Beobachtung gehen die »schmalen Zellen« nicht in ganz gewöhnliche Epithelzellen über. Obschon das Protoplasma neu gebildet wird, unterscheidet sich die junge Schleimzelle durch ihre intensivere Farbe und später durch die Anwesenheit von Körnchen in ihrem Inneren doch von den übrigen Epithelzellen, ein Umstand, dem Paneth nicht die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt zu haben scheint. Ferner habe ich einen Saum (Bourrelet) an der Spitze der schmalen Zellen als Zeichen ihrer Verwandtschaft mit gewöhnlichen Epithelzellen nicht mit Sicherheit beobachten können. Wenigstens fehlt ein solcher Saum, was sowohl aus Paneth's eigenen, wie aus Nicolas' und meinen Untersuchungen hervorgeht, sobald sich im Gipfel der Zelle ein Schleimtropfen findet.

Aus den oben angeführten Gründen sehe ich mich für berechtigt an, die Ansicht aufrecht zu erhalten, dass die Becherzellen eine differenzirte Zellenart, Zellen sui generis sind.

2. Meerschweinchen.

Ich habe von diesem Thier vier Exemplare untersucht. In zwei Fällen misslang der Versuch, die Körnchenstruktur zu fixiren, was, wie ich annehme, seinen Grund darin hatte, dass das angewendete Fixirungsmittel, gesättigte Sublimatlösung, mit Kochsalz und Eisessig versetzt, ungeeignet war. Ich fand im Grunde der Krypten nur ein verworrenes Netzwerk, aber keine deutlichen Körnchenzellen. In den beiden anderen Fällen wurde Bichromat-Formalinmischung mit gutem Resultate angewandt. Dagegen gelang es mir hier nicht, mit Ehrlich-Biondi's Flüssigkeit so hübsche Ergebnisse wie in den Schnitten aus dem Darme der weißen Maus zu erhalten.

Das Untersuchungsmaterial stammte von zwei jungen Thieren her, von denen das eine sechs Tage, das andere einen Tag alt war. Der Darmkanal war bei beiden Thieren mit Inhalt gefüllt, der im Dünndarm von flüssiger Beschaffenheit war, im Dickdarme aus eiförmigen Exkrementmassen bestand.

Die Untersuchung wurde zuerst auf das frische Material gerichtet. Dabei zeigte sich eine reichliche Menge glänzender Körner von wechselnder Größe sowohl im Grunde der Krypten, wie in den Villi, namentlich den Spitzen derselben. Eine Vergleichung der frischen Präparate mit den fixirten und tingirten zeigte die nicht geringe Minderwerthigkeit dieser letzteren sowohl hinsichtlich des deutlichen Hervortretens der Körnchen, wie ihres Auftretens in großer Zahl. Ein größerer Theil der Körnchen, die sich in den frischen

Präparaten beobachten ließen, hatten sich hier offenbar durch die Einwirkung der Reagentien aufgelöst.

Bei mikroskopischer Untersuchung von Schnitten, die in Eisenhämatoxylin oder Ehrlich-Biondi's Flüssigkeit gefärbt waren, ließen sich indessen mit Leichtigkeit im Grunde der Krypten Körnchenzellen finden. Dieselben enthalten zwei Arten von Körnchen: farblose und gefärbte. Die farblosen Körnchen sind den gefärbten oft an Größe überlegen. Zwischen ihnen kann man ohne Schwierigkeit ein schwach tingirtes Netzwerk beobachten. Die gefärbten Körnchen zeigen bei Anwendung von Ehrlich-Biondi's Tinktionsmethode eine Säurefuchsinfarbe von wechselnder Intensität.

Die Fig. 10, 11 und 12 stellen Schnitte durch nahe an einander gelegene, in der angegebenen Weise tingirte Krypten dar. Fig. 10 zeigt kleinere, intensiv roth gefärbte Körnchen, die in den Spitzen der Zellen liegen. Fig. 11 lässt uns sowohl farbige, wie farblose Körnchen sehen, die in verschiedenen Zellen gelegen sind. Es verdient hier besonders hervorgehoben zu werden, dass eine im Grunde der Krypte rechts von der Mittellinie belegene Zelle einen Kranz von hellen, an der Zellwand befestigten größeren und zwischen diesen eine Anzahl ganz kleine, stark roth gefärbte Körnchen zeigt, die den Körnchen entsprechen, die man, bei Anwendung der stärksten Vergrößerung, in dem intergranulären Netzwerk der intakten, farblosen Körnchenzellen eingeschlossen findet. Das hier beschriebene Bild legt, gleich den Präparaten aus dem frischen Material, ein unzweideutiges Zeugnis davon ab, dass das protoplasmatische Netzwerk in seinen Maschen wirklich fixirte, farblose Eiweißkörnchen einschließt und dort nicht, wie vielleicht der Eine oder der Andere versucht sein könnte, zu behaupten, leere Räume hat. Die genannten Körnchen besitzen außerdem eine schwache, grauliche Schattirung, wodurch sie von Lücken im Gewebe unterschieden werden können.

Fig. 12 zeigt einen Querschnitt durch den Grund einer dicht neben der vorigen belegenen Krypte, die sowohl gefärbte, wie farblose Körnchen und eine »schmale Zelle« enthält.

Die Deutung der mikroskopischen Bilder ist hier dieselbe, die ich weiter vorn in Betreff der bei der weißen Maus gemachten Befunde gegeben habe. Die gefärbten und die farblosen Körnchen bilden also nicht zwei in ihrer Natur vollkommen verschiedene Arten von Sekretkörnchen, sondern es haben die letztgenannten in ihrer chemischen oder physikalischen Konstitution allmählich eine solche Veränderung erlitten, dass sie keine Farbstoffe mehr in sich aufnehmen. In diesem Zustande bilden sie das nächste Vorstadium des flüssigen Sekrets.

Was den Ursprung der kleinen, stark roth gefärbten, zu dem intergranularen Netzwerk gehörenden Körnchen (der primären Granula) anbetrifft, so bin ich darüber zweifelhaft. Haben wir in ihnen vielleicht die weiter vorn erwähnten, aus dem Kern der Zelle austretenden feinen, acidophilen Körnchen zu sehen, die ihre vitalen Eigenschaften beibehalten haben und eine Art Samen für den neuen Zellkörper bilden? Diese Frage ist offenbar von allzu delikater Natur, als dass ich mich erdreisten will, darauf eine Antwort zu geben. Unwahrscheinlich scheint mir ein solches Verhalten dieser Körnchen nicht zu sein.

Ich will hier die Aufmerksamkeit des Lesers noch auf ein Verhältnis von Gewicht lenken, welches ich im Folgenden besprechen werde: die erwähnten feinen Körnchen findet man bei stärkster Vergrößerung sowohl im Grunde der Krypte, wie auch höher in ihr hinauf. Das sich zuweilen zeigende deutlichere Hervortreten dieser Körnchen an der letztgenannten Stelle hat, meiner Ansicht nach, seinen Grund darin, dass die Zellen dann bereits ihren Inhalt an großen, farblosen Körnchen entleert haben, so dass in ihnen nur das protoplasmatische Netzwerk mit den in ihm enthaltenen primären Granula noch vorhanden ist. Sind die Sekretkörnchen groß, dicht an einander gedrückt und dazu gefärbt, so können sie das Auffinden sowohl der primären Granula, wie des Netzwerkes in hohem Grade erschweren, wenn nicht ganz und gar unmöglich machen.

3. Kaninchen.

Das Untersuchungsmaterial wurde bei stattfindender Darmdigestion genommen, was daraus hervorgeht, dass der Darmkanal in seiner ganzen Länge mehr oder weniger mit Inhalt gefüllt war.

Eine Untersuchung des gut fixirten und tingirten Schnittes aus dem Dünndarm zeigt im Grunde der Krypten eine besonders hübsche Körnchenstruktur, die, was das reichliche Vorkommen der Sekretkörnchen anbelangt, beinahe mit der in den Krypten der weißen Maus gefundenen vergleichbar ist. Oft sieht man in derselben Krypte, ja sogar in derselben Zelle, gefärbte (acidophile) und farblose Sekretkörnchen, sowie auch Übergangsstadien zwischen ihnen. Das intergranulare Netzwerk tritt deutlich hervor, und in einigen Zellen zeigen sich auch primäre Granula. Ein solches Bild zeigt Fig. 13. Körnchenzellen, die nur oder zum größten Theil farblose Körnchen enthalten, sind an Zahl überwiegend. Einige von diesen Zellen sind von ansehnlicher Größe. Man kann leicht verstehen, dass sie einen Druck auf die angrenzenden Zellen auszuüben vermögen. So findet man auch zuweilen eine Anzahl dunkel gefärbter, halbmondförmiger oder triangulärer Elemente mit breiter Basis zwischen den hellen Körnchenzellen und der Membrana propria zusammengepresst. Im Querschnitt durch den Grund der Krypte bieten diese Elemente eine frappirende Ähnlichkeit mit Gianuzzi's Halbmonden dar.

Auch nicht die geringste Andeutung von Übergangsformen zwischen den Körnchenzellen und den höher in der Krypte hinauf sichtbaren Schleimzellen habe ich, ungeachtet ich meine Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gerichtet hielt, finden können.

Körnchenzellen werden nur ausnahmsweise oberhalb des Fundus der Krypte angetroffen. Dieselben befinden sich in einer gewissen Entfernung von den Schleimzellen.

Dass die als helle Körnchen bezeichneten Gebilde wirklich solche Körnchen und nicht Vacuolen oder leere Räume im Innern der Zelle darstellen, geht deutlich aus den Fällen hervor, wo einige dieser Körnchen ausgefallen sind. Hier tritt der Kontrast zwischen der Lücke in der Zelle und den umliegenden, schwach ins Graue spielenden Körnchen mit besonderer Schärfe hervor.

Ich muss hier hinzufügen, dass ich im Duodenum keine Körnchenzellen gefunden habe. Dagegen finden sich hier, wie bekannt, die Brunner'schen Drüsen. Die Lieberkühn'schen Kryten erscheinen hier verschrumpft und zusammengedrückt. Es sieht aus, als ob die ersteren sich auf Kosten der letzteren entwickelt und vielleicht auch ihre Funktion übernommen hätten.

Schnitte aus dem Dickdarm des Kaninchens zeigen keine Körnchenzellen von dem beschriebenen Aussehen. In einer anderen Hinsicht bieten sie jedoch ein recht interessantes Bild dar. Meine Präparate zeigen nämlich alternirende, schwach gefärbte und farblose Zellen in der ganzen Länge der Krypte. Die erstgenannten scheinen aus ganz kleinen, farblosen Körnchen mit undeutlichen Kontouren zusammengesetzt zu sein, in ihrer Größe denjenigen ansehnlich nachstehend, die man in den Körnchenzellen im Dünndarm antrifft; zwischen den Körnchen ist ein gefärbtes Netzwerk zu sehen. Die letztgenannten Zellen zeigen nur feine längslaufende Fäden auf einem farblosen Hintergrunde.

4. Rind.

Was mein Material von diesem Thier betrifft, so konnte ich über die Zeit, die zwischen der letzten Mahlzeit und der Tödtung des Thieres verflossen war, keine sicheren Aufschlüsse gewinnen. Im Darmkanal wurde in seiner ganzen Länge Inhalt angetroffen.

Eine mikroskopische Untersuchung der Schnitte aus dem Dünndarm dieses Thieres zeigte das Vorkommen von zahlreichen Körnchenzellen nicht nur in dem eigentlichen Fundus der LIEBERKÜHN'schen Krypten, sondern auch höher in ihnen hinauf, gegen ihre Mitte hin. Die Körnchen sind von ziemlich ansehnlicher Größe, theils gefärbt, acidophil, theils farblos. Zwischen ihnen finden sich, wie Fig. 14 deutlich zeigt, verschiedene Übergangsformen.

Da das Verhalten der Körnchenzellen hier in der Hauptsache mit dem weiter vorn geschilderten übereinstimmt, brauche ich es nicht weiter zu beschreiben.

Im Dickdarm sind keine Körnchenzellen zu entdecken.

Ich will nun die Aufmerksamkeit des Lesers auf eine von mir noch nicht erwähnte Art von Epithelzellen lenken.

Untersucht man mit EHRLICH-BIONDI's Flüssigkeit tingirte Schnitte aus dem Darm des Rindes genau, so kann man an der Basis gewisser Epithelzellen kleine, gelbe Flecken sehen, die sich bei starker Vergrößerung aus äußerst feinen, gleich großen, orangefarbigen Körnchen bestehend zeigen. Dieselben nehmen den ganzen Theil der Zellen ein, der zwischen dem Kern und der Basis liegt; seltener erstrecken sie sich über den Kern hinaus, gegen die Spitze der Zelle hin. Der Umstand, dass sich die Granulationen genau innerhalb der Zellengrenzen halten, macht es möglich, Verwechselungen mit Leukocyten mit einem ähnlichen Inhalt zu vermeiden. Dazu kommt noch, dass man den großen, klaren, ovalen Kern in einer Epithelzelle leicht von dem Kern in den Leukocyten unterscheiden kann.

Die genannten, fein granulirten Zellen kommen im Allgemeinen sparsam vor. Bei Anwendung von ZEISS' homogener Immersion 1/12 kann man im Gesichtsfeld 2 bis 3 solche Elemente finden. Sie werden sowohl im Oberflächen-, wie im Drüsenepithel, sowohl im Dünn-, wie im Dickdarm, am zahlreichsten aber im Drüsenepithel des Dünndarmes angetroffen. Zuweilen zeigen sich die Körnchen mit Säurefuchsin gefärbt, auf alle Fälle sind sie aber von acidophiler Natur.

Eine Veränderung in der Form der Zelle, verursacht durch das

Auftreten der Granulation, habe ich nicht beobachten können, und eben so wenig habe ich Übergangsformen zwischen den genannten feingranulirten Zellen und den Körnchen- oder Schleimzellen gesehen.

Fig. 15 zeigt solche Zellen im Oberflächenepithel bei der Katze, wo ich sie zuerst beobachtet habe.

Ich freute mich eine Zeit lang in dem Gedanken, der Erste zu sein, der diese eigenthümlichen Elemente beobachtet hat, bei einem genaueren Studium der Litteratur fand ich aber, dass es wahrscheinlich dieselben Zellen sind, die KULTSCHITZKY (32, p. 16) im vorigen Jahre (1897) beim Hunde beschrieben hat. KULTSCHITZKY sagt über sie unter Anderem: »Im Epithelüberzuge des Darmkanals hatte ich Gelegenheit, Elemente zu beobachten, welche, so viel mir bekannt, bisher von anderen Beobachtern noch nicht beschrieben worden sind und welche im Zusammenhang mit den Ergebnissen, die wir schon längst in der Histologie des Darmkanals besitzen, ohne Zweifel ein großes Interesse darbieten.«

»Die Elemente, von denen jetzt die Rede ist, können am leichtesten unter folgenden Bedingungen untersucht werden: die Objekte müssen gut fixirt werden in meiner oben erwähnten Flüssigkeit und gefärbt mit der EHRLICH-BIONDI'schen Mischung. Dabei erweist es sich, dass die in Rede stehenden Elemente nach ihren morphologischen Eigenschaften sich durch nichts von den gewöhnlichen Darmepithelzellen (mit Randsaum) unterscheiden; mithin enthalten sie in ihrem Protoplasma besondere charakteristische Körner. Diese letzteren können entweder sehr zahlreich sein und mehr als die halbe Zelle einnehmen, stets an der Seite, welche zum unterliegenden Gewebe gewendet ist, oder es ist ihre Menge eine geringe; zuweilen beträgt dieselbe ein kaum merkbares Minimum. Zellen mit solchen Körnern sind auch in dem die Darmzotten bekleidenden Epithel und im Epithel der LIEBERKÜHN'schen Drüsen eingelagert.«

»Bei kurz dauernder Färbung (24 Stunden) erhalten die Körner dieser Zellen eine helle gelbe Tinktion, wobei sie aus der erwähnten Mischung das Orange aufnehmen; währt aber die Färbung mehrere Tage, so werden sie roth, da sie schon Säurefuchsin absorbiren. Zu dieser Zeit sind die in Rede stehenden Elemente besonders deutlich sichtbar, weil alle übrigen Zellen schmutzig blau gefärbt erscheinen. Auf Grund jenes Umstandes, dass die von uns untersuchten Körner aus der erwähnten EHRLICH-BINODI'schen Mischung nur Orange und Säurefuchsin absorbiren, d. h. ausschließlich nur saure Farben, sind wir berechtigt, den Schluss zu ziehen, dass diese Körner ohne Zweifel acidophile Eigenschaften besitzen.«

Dieser Schilderung fügt KULTSCHITZKY drei Zeichnungen (Fig. 6, 7 und 8) bei.

Früher als KULTSCHITZKY hat NICOLAS (24, p. 50) eigenthümliche Epithelzellen mit acidophilen Granulationen abgebildet, die er in der Tiefe der Schleimhautfalten im Darm der Eidechse fand. Wahrscheinlich sind diese Zellen mit den von KULTSCHITZKY und mir beschriebenen identisch. NICOLAS fügt seiner Zeichnung (Fig. 40) nur folgende Worte bei: »Pour terminer je signalerai des éléments que j'ai rencontrés exclusivement dans la profondeur des sillons et qui sont assez rares. Ce sont des cellules en forme de bouteille dont le col aminci arrive jusqu'au niveau de la surface des cellules épithéliales voisines. Leur protoplasma est farci littéralement de granulations extrêmement fines colorées en rouge vif; leur noyau petit, à structure indistincte et teinté en violet, est plus rapproché de la portion rétrecie que de la base de la cellule. Elles ne se rattachent par aucun intermédiaire aux cellules à grains, encore bien moins aux cellules caliciformes et leur régularité ne me semble pas permettre de supposer que ce pourrait être des leucocytes migrateurs à granulations safranophiles. Force m'est donc de poser la question sans la résoudre.«

Auch KULTSCHITZKY hat die Frage von der Bedeutung dieser Zellen aufgestellt. Obschon es ihm nicht gelungen ist, sie zu lösen, hat er doch einige interessante Beiträge zur Kenntnis von dem Vorkommen dieser Elemente geliefert. Insbesondere hat er sich mit der Frage beschäftigt, in wie fern die acidophilen Körnchen in den Epithelzellen integrirende Theile des Zellkörpers bilden oder ihm von außen zugeführt sind, in welchem Falle sie ja nur als eine zufällige Eigenthümlichkeit seines Protoplasmas zu betrachten wären.

Er konstatirt zuerst, dass die Menge der acidophilen Körnchen in den Zellen bedeutendem Wechsel unterworfen ist. Bei vollkommen gleicher Größe und Form der Epithelzellen sieht man, sagt er, das eine Mal eine geringe Menge feiner Körnchen, welche zerstreut liegen, das andere Mal eine dichte Masse von groben und feinen Körnchen, die wenigstens die gegen das unterliegende Gewebe gekehrte Hälfte der Zelle füllen. Nur die Gegenwart der genannten Körnchen trennt die Epithelzellen, in denen die Körnchen eingeschlossen sind, von den nahe gelegenen Elementen ohne Körnchen.

Die Anzahl der feingranulirten Epithelzellen wechselt mit dem verschiedenen physiologischen Zustand des Darmkanals. Wird das Versuchsthier in der gewöhnlichen Weise genährt, so findet man stets eine gewisse Menge feingranulirte Zellen im Darmepithel, und zwar scheinbar in den Krypten etwas zahlreicher als in dem Oberflächenepithel. Wenn hingegen das Thier nach einer gewöhnlichen Ausfutterung einmal eine größere Menge Fleisch erhielt und 16 bis 24 Stunden danach getödtet wurde, war die Menge der Epithelzellen mit acidophilen Körnchen unvergleichlich größer als im vorigen Falle. Bei einem dritten Versuch wurde das Thier einem achttägigen Fasten unterworfen; am 6., 7. und 8. Fasttag erhielt es Magnesium sulfuricum, 15 g jedes Mal, worauf es einige Stunden nach der letzten Einführung der Salzlösung getödtet wurde. In diesem Falle konnten keine Epithelzellen mit einigermaßen deutlich ausgeprägten acidophilen Granulationen beobachtet werden.

Die genannten Versuche gleichen vollständig den Versuchen, die Heidenhain (18, p. 78) anstellte, um zu ermitteln, unter welchen Verhältnissen Leukocyten mit rothen, acidophilen Granula in der Darmschleimhaut auftreten. Die Befunde der beiden Forscher stimmen, wenn man von dem dritten Versuch, dessen Ergebnis sich für Heidenhain so gestaltete, dass die Menge der rothgranulirten Leukocyten sich auch jetzt vermehrt zeigte, absieht, mit einander überein.

Auf Grund der angeführten Facta kommt Kultschitzky zu der Ansicht, dass die feingranulirten Epithelzellen den physiologischen Thätigkeitszustand der Darmschleimhaut charakterisiren; die acidophilen Körnchen seien eins der Resultate dieser Thätigkeit. Hieraus zieht er wieder den Schluss, dass sie höchst wahrscheinlich von außen in die Epithelzellen gelangt oder ein Produkt der resorbirenden Thätigkeit derselben sind.

Über das weitere Schicksal der acidophilen Körnchen spricht er die Vermuthung aus, dass sie von den Epithelzellen ausgestoßen und dann von Leukocyten aufgenommen werden. Durch diese Verbindung entstehe die von Heidenhain geschilderte Form von Leukocyten, die durch rothe, acidophile Granula charakterisirt sind. Diese Vermuthung könne auch die vollkommene Identität zwischen den Körnchen in Heidenhain's eben genannter Leukocytenform und den Körnchen in den Epithelzellen erklären.

Kultschitzky betrachtet die Epithelzellen mit acidophilen Körnchen als noch in einer anderen Hinsicht von Interesse. Sie scheinen nämlich in gewissem Grade Licht über die Bedeutung der Lieberkühn'schen Krypten als Resorptionsorgane zu verbreiten.

Ich erlaube mir, als ein ferneres Beispiel von den divergirenden Ansichten der Forscher über den letztgenannten Punkt KULTSCHITZKY's eigene Worte anzuführen: »Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese einfachen tubulösen Drüsen zu bestimmten Zeiten als Sekretionsorgane erscheinen. Dafür sprechen wenigstens die Becherzellen, deren Sekret sich in das Lumen der LIEBERKÜHN'schen Drüse ergießt. Nicht unbegründet jedoch meinten Einige (HOPPE-SEYLER), dass die LIEBERKÜHN'schen Drüsen in gleichem Maße auch als Absorptionsapparate dienen könnten, die absorbirende Fläche des Epithelüberzuges vergrößernd. Zwar ist gegen die Hypothese HOPPE-SEYLER's ein Einwand erhoben worden, und namentlich wurde angenommen, dass in das Lumen der LIEBERKÜHN'schen Drüsen der Darminhalt nicht hineinkäme. In der That könnte man glauben, dass mehr oder minder feste Theile des Darminhalts nicht in das Lumen der LIEBERKÜHN'schen Drüsen gerathen, jedoch ist das Eindringen von aufgelösten Theilen kaum in Abrede zu stellen.«

So viel ich weiß, sind die hier mitgetheilten Beobachtungen von KULTSCHITZKY und NICOLAS die einzigen, die vor den meinigen in Betreff der feingranulirten Epithelzellen gemacht worden sind. Obgleich meine Beobachtungen nur in ein paar unwesentlichen Punkten von den von diesen Forschern gemachten abweichen, will ich sie doch flüchtig hervorheben.

Was NICOLAS' Schilderung betrifft, so will ich nur bemerken, dass ich bei Säugethieren keinen merkbaren Unterschied im Aussehen des Kernes der feingranulirten und der übrigen Epithelzellen habe beobachten können.

In wie fern es nur die Tinktionszeit ist, welche bestimmt, dass die acidophilen Granulationen die Farbe des Orange oder Säurefuchsins annehmen, kann ich nicht mit Bestimmtheit entscheiden. Es scheint mir jedoch, als ob der etwas variirende Gehalt der Färbeflüssigkeit an sauren Farbstoffen auf das Ergebnis einwirken könne, denn ich habe auch nach 24stündiger Tinktion säurefuchsinfarbige Granulationen angetroffen. In der Mehrzahl der Fälle findet man die Granulationen nach Verlauf der genannten Zeit jedoch orangefarbig.

Es geht aus KULTSCHITZKY's Aufsatz nicht hervor, bei welchen Thieren er die feingranulirten Epithelzellen gefunden hat. Seine Zeichnungen zeigen sie nur beim Hunde. Eben so wenig giebt er bestimmt an, ob sie auch im Epithel des Dickdarmes vorkommen. Ich für meinen Theil habe sie sicher bei folgenden Thieren: dem

Hund, der Katze, dem Rind, dem Schaf und dem Schwein beobachtet, und zwar nicht nur im Dünndarm, sondern auch im Dickdarm.

Nennenswerthe Verschiedenheiten in der Ausbreitung der Granulationen in den Zellen habe ich selten bemerkt. Dieses kann jedoch darauf beruhen, dass ich nicht Gelegenheit gehabt habe, den Darm in sehr verschiedenem physiologischem Zustande zu untersuchen.

Die von HEIDENHAIN beschriebenen Leukocyten habe ich oft beobachtet. Sehr zahlreich finden sie sich in meinen Präparaten aus dem Dünndarm des Rindes. Ich finde hier nicht nur eine, sondern zwei Arten von solchen Leukocyten. Die in ihrer Anzahl überwiegenden zeigen intensiv rothgefärbte Granula, welche an Größe die meistentheils orangegefärbten feinen Körnchen, die man in den Epithelzellen antrifft, nicht wenig übertreffen. In den Leukocyten der anderen Art sind die Körnchen beinahe von derselben Größe, wie in den feingranulirten Epithelzellen, aber von rothgelber Farbe. Solche Elemente finden sich in bedeutend geringerer Zahl als die erstgenannten.

Auf Grund der Verschiedenheiten in der Größe oder Farbe, die sich zwischen den Granulationen in den Epithelzellen und denjenigen in den Leukocyten finden, betrachte ich die Identität dieser Granulationen nicht als über allen Zweifel erhoben.

Da ich nicht über die erforderliche Zeit verfügte, um einige physiologische Versuche anzustellen, kann ich mich nicht entscheidend über die Bedeutung der feingranulirten Epithelzellen äußern. Ich muss mich desshalb auf einige Betrachtungen beschränken.

Gegen die Richtigkeit von KULTSCHITZKY's Ansicht, dass die Granulationen ein Produkt der resorbirenden Thätigkeit der Epithelzellen sind, scheinen in gewissem Grade folgende Umstände zu sprechen: 1) ihre relativ geringe Anzahl bei Ausfutterung des Thieres in gewöhnlicher Weise; 2) ihr konstantes Auftreten zuerst an der Basis und nicht, was man erwarten könnte, wenn sie durch die resorbirende Thätigkeit der Zelle von außen in sie gelangten, in der Spitze der Zelle; 3) ihr beinahe gleich reichliches Vorkommen im Epithel des Dickdarmes und des Dünndarmes; 4) die nicht auszuschließende Möglichkeit, dass sie im Zellkörper gebildet werden, um als ein Bestandtheil, vielleicht als ein Ferment, in das Sekret einzugehen, oder dass sie ein während der Lebensthätigkeit der Zelle entstandenes Exkretionsprodukt bilden, das von nahe gelegenen Lymphkapillaren aufgenommen und entfernt wird.

Der Unsicherheit in solchen theoretischen Spekulationen wie den vorstehenden bin ich mir vollkommen bewusst, doch bin ich der Ansicht, dass man, um eine einseitige Auffassung zu vermeiden, eine Menge Möglichkeiten in Betracht ziehen muss.

5. Schaf.

Ich werde hier zuerst die mikroskopischen Bilder beschreiben, die in den Figuren 1 und 2 wiedergegeben sind, da dieselben meiner Ansicht nach, als möglicherweise geeignet, vom anatomischen Standpunkt eine wichtige physiologische Frage, die Art und Weise der Resorption der Eiweißstoffe betreffend, zu beleuchten, eine besondere Aufmerksamkeit verdienen.

Fig. 1 giebt das Bild eines Villus aus dem Duodenum des Schafes wieder, und Fig. 2 stellt eine LIEBERKÜHN'sche Krypte aus dem Dickdarm dieses Thieres dar. Die Schnitte sind mit EHRLICH-BIONDI's Flüssigkeit tingirt. Sowohl die Fixirung, wie die Tinktion ist besonders gut ausgefallen.

Über die Zeit, die zwischen der letzten Mahlzeit und der Tödtung des Thieres verflossen war, ließ sich kein sicherer Aufschluss erhalten. Der Darmkanal zeigte sich zum größeren Theil mit Inhalt gefüllt.

Betrachtet man das Oberflächenepithel in Fig. 1 aufmerksam, so sieht man in ihm eine große Anzahl Leukocyten, die durch ein farbloses Protoplasma und einen intensiv roth gefärbten Kern[1] mit scharf hervortretenden Kernkörperchen gekennzeichnet sind. Das reichliche Vorkommen der Leukocyten tritt noch besser in Tangentialschnitten des Oberflächenepithels hervor. In solchen Schnitten sieht es aus, als ob jede dritte oder vierte Zelle ein Leukocyt der beschriebenen Art sei. Fig. 1 zeigt rechts an der Basis des Villus einen Zipfel eines solchen Tangentialschnittes.

Indessen beobachtet man bald, dass neben diesen Leukocyten im Oberflächenepithel eine große Anzahl andere Elemente liegen, die durch ihren Inhalt an relativ großen, runden Körnchen von wechselnder Farbe, rothen, gelben und grünen, die Aufmerksamkeit auf sich lenken. Die Körnchen in den einzelnen Zellen sind theils gleich, theils verschieden gefärbt. Der Kern liegt oft, mehr oder weniger abgeplattet, in dem einen Ende der Zelle; zuweilen ist er gar nicht zu beobachten, was darauf beruht, dass ihn die zahlreichen Körnchen verdecken oder dass er nicht mit in den Schnitt gekommen ist. In diesem Falle findet man ihn in einem der nächsten Schnitte der Serie. Ich habe ihn nie fehlen sehen.

---

[1] Dass die Körnchen in diesem Falle einen sauren Farbstoff (Säurefuchsin) aufgenommen haben, ist, da sie sich ja bekanntlich in der Regel mit basischen Farbstoffen tingiren, geeignet, eine gewisse Verwunderung zu wecken. Vielleicht ist die Ursache dieses eigenthümlichen Verhältnisses darin zu suchen, dass sich die Kernsubstanz durch die Einwirkung des angewandten Fixirungsmittels in ihrer chemischen Natur verändert hat.

Untersucht man dann mit Aufmerksamkeit das Aussehen des Kerns in diesen mit gefärbten Körnchen vollgepfropften Zellen, so findet man, dass derselbe die größte Übereinstimmung mit dem Kern in den zuerst beschriebenen Leukocyten mit dem farblosen Protoplasma zeigt.

Ich wage hieraus den wichtigen Schluss zu ziehen, dass wir in den mit Körnchen gefüllten Zellen im Oberflächenepithel mononucleare Leukocyten zu sehen haben, die aus entsprechenden körnchenlosen Elementen dadurch hervorgegangen sind, dass diese Elemente inner- oder außerhalb des Oberflächenepithels Körnchen in ihr Inneres aufgenommen haben. Es finden sich also, was eine Betrachtung der die Seiten des Villus nahe seiner Basis bekleidenden Theile des Epithelüberzuges in Fig. 1 deutlich zeigt, theils »mit Körnchen gefüllte«, theils »leere« Leukocyten, oft Seite an Seite gelegen, im Oberflächenepithel.

Richten wir nun den Blick auf das Innere des Villus, so finden wir ihn von einer Menge großer kugelförmiger Bildungen erfüllt, zusammengesetzt aus relativ großen Körnchen, die ihrerseits zuweilen wieder aus äußerst feinen Körnchen bestehen. Die Körnchen sind in Größe und Farbe ganz denjenigen ähnlich, die sich im Oberflächenepithel finden. Auch ein ähnlicher Kern kann bei genauer Betrachtung oft nachgewiesen werden. Wir finden also die mit Körnchen vollgepfropften Leukocyten auch im Innern des Villus, den größten Theil desselben einnehmend. Indessen merkt man, dass sich die Anzahl derselben in dem Verhältnis, in dem man sich der Basis des Villus nähert, allmählich vermindert. So finden wir einen Strich von körnchenführenden Leukocyten auf dem Wege nach dem Inneren der Darmschleimhaut. Und hier zerstreuen sie sich sichtlich mehr und mehr. Wir treffen einen Theil derselben in dem interglandulären Gewebe, einen anderen und größeren Theil zwischen den Epithelzellen in den Krypten (siehe Fig. 2). Weiter vermögen wir sie in dem mikroskopischen Bilde nicht zu verfolgen.

Vor die Frage von der Deutung dieses Bildes gestellt, zaudere ich nicht es als ein Resorptionsbild zu erklären, welches mir geglückt ist, gut zu fixiren und zu tingiren. Die Resorption scheint mir durch eine besondere Art von mononuclearen Leukocyten vermittelt zu werden, die das Nahrungsmaterial in der Form von feinen Körnchen im Epithel aufnehmen, und es dann in die Villi und schließlich in das Innere der Schleimhaut transportiren. Dass die Leukocyten die Körnchen in der Schleimhaut und nicht im Lumen des Darmkanals erfassen, schließe ich daraus, dass man auf der Oberfläche des Epithelüberzuges weder Leukocyten noch Körnchen findet.

Auf die Frage, welcher Art diese Körnchen sind, kann ich, da wir noch keine anwendbare mikrochemische Reaktion für die Nachweisung von Eiweißstoffen haben[1], keine völlig sichere Antwort geben. Auf dem Wege des Ausschließens gelangte ich zu der Auffassung, dass sie Albuminatkörnchen seien. Sie bestehen sicherlich nicht aus Fett, denn dann würden sie durch die Einwirkung des Alkohols und des Chloroforms aufgelöst worden sein und auch nicht das Vermögen besessen haben, sich intensiv mit Anilinfarbstoffen zu tingiren. Die Kohlenhydrate, gleich wie auch die Salzlösungen, werden ja bekanntlich nicht in fester Form resorbirt. Es bleiben also nur die Eiweißstoffe übrig.

Aber es entsteht da die Frage: werden denn die Eiweißstoffe in fester Form resorbirt und ist es nicht wahrscheinlicher, dass dieses in aufgelöstem Zustande als Pepton geschieht? Ich werde versuchen, diese Frage, so weit es möglich ist, dadurch zu beantworten, dass ich das Hauptsächlichste von unserer gegenwärtigen Kenntnis der Eiweißresorption referire.

Allgemein als richtig anerkannt ist die Annahme, dass der größte Theil der Eiweißstoffe in Pepton umgewandelt wird und als solches mit der Darmschleimhaut in Berührung kommt; in der Darmschleimhaut verschwindet aber das Pepton, und es kann dann, ungeachtet es bei Vermischung mit Blut außerhalb des Körpers seine Konstitution gut beibehält, weder im Chylus, noch im Blute nachgewiesen werden. Hieraus hat man den Schluss gezogen, dass das

---

[1] Anm. bei der Korrektur. Gerade als ich dabei war, meine Arbeit abzuschließen, erhielt ich Kenntnis von einer Methode für die mikrochemische Nachweisung von Eiweißstoffen, welche kurz vorher von SAINT-HILAIRE (38) angegeben worden war. Vielleicht wäre es mir mit dieser Methode geglückt, den positiven Beweis für die Richtigkeit meiner Annahme zu liefern, dass die in Rede stehenden Körnchen Albuminatkörnchen sind.

Pepton nach seiner Resorption in der Darmschleimhaut wieder in Eiweißstoffe umgewandelt werde, welche Umwandlung das in den Zellen vorhandene Protoplasma vermittele.

Die große Bedeutung des lebenden Protoplasmas für den Resorptionsprocess im Darmkanale ist gegenüber der Anschauungsweise der älteren Forscher, die in der Resorption nur einen einfachen Diffusionsprocess sahen, meines Wissens zuerst (1883) von Hoppe-Seyler (27, p. 351) hervorgehoben worden. Hoppe-Seyler's Theorie ist nachher durch neue Forschungsergebnisse mehr und mehr bekräftigt worden.

Was namentlich die Rückverwandlung des Peptons in Eiweißstoffe anbetrifft, so hat man versucht, eine Antwort auf die Frage zu geben, wo dieser Process stattfindet. In dieser Hinsicht ist aber noch keine Gewissheit erreicht worden. Zwei Theorien stehen einander gegenüber.

Nach der älteren, von Hofmeister (35) aufgestellten Theorie vermitteln die Leukocyten der Darmwand diese Rückverwandlung. Der Theil des resorbirten Peptons, der den Leukocyten in der Darmwand entgeht, und in den Chylusstrom gelangt, wird von den Zellen in den mesenterialen Lymphdrüsen assimilirt. Entsprechend dem großen Bedarf an Leukocyten für diesen Process findet man unter ihnen zahlreiche Mitosen; die jungen Zellen, die in den Saftstrom kommen, dienen dazu, die aufgenommenen und von Pepton zurückverwandelten Albuminate zwischen den verschiedenen Organen zu vertheilen. Der Verfasser formulirt das Schlussergebnis seiner Untersuchung wie folgt (35a, p. 151): »Die Resorption des Peptons im Darm ist sonach kein einfacher mechanischer Diffusions- oder Filtrationsvorgang, derselbe ist vielmehr eine Funktion bestimmter lebender Zellen, der farblosen Blutkörperchen, und diese spielen bei der Ernährung des Organismus mit Eiweiß eine ähnliche Rolle, wie die rothen Blutkörperchen bei der Athmung.«

Diese Theorie hat Heidenhain (18, p. 72) einer scharfsinnigen kritischen Untersuchung unterworfen, die ihn zu einer abweichenden Ansicht geführt hat. Er sagt hierüber (p. 75): »Ich kann es nicht widerlegen, dass die Leukocyten vielleicht eine Rolle bei der Umwandlung des Peptons spielen, aber erwiesen ist sie meiner Ansicht nach noch nicht, und sie müsste jedenfalls anderer Art sein, als Hofmeister es sich vorstellt. Die bekannten Beobachtungen Schmidt-Mühlheim's machen es sehr wahrscheinlich, dass die resorbirten Albuminate direkt, und nicht auf dem Umwege der Chylusbahnen, in das Blut gelangen. Da nun aber das Blut kein Pepton enthält, und da die Blutbahnen dicht an die Epithellage stoßen, ist man darauf hingewiesen, schon in dieser Schicht die Stätte für die Rückverwandlung der Peptone in die Eiweißkörper zu suchen. Die Albuminate werden dann aus demselben Grunde, den ich oben für den Zucker erwiesen habe, unmittelbar in das Pfortaderblut gelangen, und kein merklicher Bruchtheil durch den Chylus abfließen.«

Oppel (15, p. 502) hat neulich in der vorliegenden Frage eine in gewissen Hinsichten vermittelnde Ansicht ausgesprochen. Er schreibt: »Ich schreibe den Leukocyten als Thätigkeit nicht den Transport des aufgenommenen Nährmaterials zu, sondern nur die Umwandlung desselben. Gerade dicht unter dem Epithel, wo nach Heidenhain die Stätte für die Rückverwandlung der Peptone in die Eiweißkörper zu suchen ist, ist durch die ganze Wirbelthierreihe die Ansammlung der Leukocyten eine sehr große. Was läge da näher, als an eine Antheilnahme der Leukocyten an dieser Umwandlung zu denken! Selbstverständlich möchte ich damit nicht gesagt haben, dass dies die einzige Aufgabe der Leukocyten im Darme sei. Schon die verschiedenen Formen dieser Zellen lassen auf eine vielseitige Thätigkeit schließen. Eben so würde eine solche Thätigkeit der Leukocyten eine gleiche oder ähnliche Thätigkeit des Oberflächenepithels nicht ausschließen.«

Aus dem hier Gesagten geht Folgendes hervor: Mit Sicherheit wissen wir, dass das Pepton schon in der Darmwand in Eiweißstoffe derselben Art, wie die im Blute vorkommenden, zurückverwandelt wird, in Betreff der Zellen aber, die diese Assimilation bewerkstelligen, hat man zwischen den Oberflächenepithelzellen und den Leukocyten zu wählen. Die Leukocyten dienen nach der Ansicht einiger Forscher auch als Transporteure der Eiweißstoffe, eine Funktion, die von anderen Forschern in Abrede gestellt wird. Ob die Eiweißstoffe ausschließlich in Lösung oder möglicherweise zum Theil in fester Form (als feine Körnchen?) resorbirt werden, scheint mir aus den Äußerungen der Autoren nicht deutlich hervorzugehen. Doch ist es mir so vorgekommen, als ob man mehr zu der ersten Annahme hinneige.

Schließlich ist zu erwähnen, dass, wie aus den Untersuchungen von Brücke, Bauer, Voit u. A. hervorgeht, auch nicht in Pepton umgewandeltes Eiweiß aus dem Darm resorbirt werden kann.

Da unsere Kenntnisse in der vorliegenden Frage noch ziemlich mangelhaft sind, dürfte auch ein Beitrag, wie der soeben von mir gelieferte, auf ein gewisses Interesse Anspruch machen können.

Wenn ich nun die von mir beschriebenen mikroskopischen Bilder mit Berücksichtigung von HOFMEISTER's und HEIDENHAIN's Theorie zu deuten suche, so komme ich zu folgendem Ergebnis.

Da ich im Oberflächenepithel keine freien Körnchen zu entdecken vermochte, ist es mir unmöglich, bestimmt zu entscheiden, ob die Rückverwandlung des Peptons in Albuminate im Oberflächenepithel oder erst in den Leukocyten stattfindet. Die letzte Annahme hat meiner Ansicht nach, da man außerhalb der Leukocyten keine Körnchen findet, die größere Wahrscheinlichkeit für sich. Die erste wäre gleichwohl möglich, vorausgesetzt, es ist die Resorption so weit fortgeschritten, dass die von den Zellen des Oberflächenepithels gebildeten Albuminatkörnchen bereits von den Leukocyten aufgenommen sind. Außerdem liegt die Möglichkeit vor, dass uns das mikroskopische Bild die Resorption von nicht in Pepton umgewandelten Eiweißstoffen und nicht von aufgelöstem Pepton zeigt, das erst in der Darmschleimhaut in Eiweißstoffe übergegangen ist.

Bemerkenswerth ist das verschiedene Verhalten, welches die Körner zu den Farbstoffen in EHRLICH-BIONDI's Flüssigkeit zeigen, indem ein Theil der Körnchen die sauren Farbstoffe, Orange oder Säurefuchsin, andere wieder den basischen Farbstoff Methylgrün aufnehmen, dass also die Körnchen theils acidophile, theils basophile Eigenschaften besitzen. Auch in ein und derselben Zelle trifft man Körnchen von beiden Arten. Es entsteht da die Frage: hat dieses Verhältnis seine Ursache in einer wirklichen Verschiedenheit in der chemischen oder physikalischen Konstitution der Körnchen, oder nur in einem Zufall? Ich betrachte die erste Annahme als die wahrscheinlichere.

Als unwiderleglich erscheint es mir dagegen, dass das mikroskopische Bild einen durch die Leukocyten vermittelten Transport von Nährmaterial zeigt. Wir finden ja die Leukocyten, wie erwähnt, zwischen den Zellen im Oberflächenepithel, in dem Innern des Villus, in dem interglandularen Gewebe und schließlich auch zwischen den Zellen in den Krypten. Was ihr Vorkommen an der letztgenannten Stelle betrifft, so kann man sich für ihr Auftreten daselbst zwei Möglichkeiten denken: entweder haben die mit Körnchen gefüllten Leukocyten ihren Inhalt direkt im Epithel der Krypten aufgenommen, in welchem Falle diesem Epithel, in Übereinstimmung mit den weiter vorn erwähnten Hypothesen von HOPPE-

Seyler, Kultschitzky u. A. eine resorbirende Funktion zuzuschreiben wäre, oder auch haben sie die Körnchen im Oberflächenepithel aufgenommen und sie dann in das Innere der Schleimhaut transportirt. Für die Richtigkeit der letzten Ansicht spricht die geringe Anzahl der Körnchen im Epithel der Krypten im Vergleich zu ihrer Anzahl im Oberflächenepithel. An beiden Stellen zeigen die Körnchen übrigens ganz dieselben Verhältnisse.

Im Gegensatz zu Oppel's Ansicht scheint also in diesem Falle die Rolle der Leukocyten als Transporteure des Nährmaterials ziemlich sicher zu sein, wo hingegen sich ihre assimilirende Funktion nicht bestimmt nachweisen lässt. Es erscheint beinahe als eben so möglich, dass die Umwandlung des Peptons in Albuminate sowohl in den Oberflächenepithelzellen, wie in den Leukocyten geschehen ist. Im ersteren Falle haben die Zellen des Oberflächenepithels ihr Material an die Leukocyten abgeliefert, was vielleicht durch die Kontraktilität ihres Protoplasmas, die durch die Untersuchungen von Thanhoffer und Wiedersheim sicher erwiesen zu sein scheint (18, p. 48), ermöglicht worden ist.

Ich habe in dem Vorstehenden selbstverständlich nur hervorheben wollen, dass die Leukocyten an der Resorption der, als was ich diese Gebilde ansehe, Albuminatkörnchen Theil nehmen. Dagegen kann ich natürlicherweise nicht so weit gehen, zu behaupten, dass die Eiweißstoffe nur in dieser Weise resorbirt werden, denn es könnten sich ja für ihre Resorption andere Wege finden, die in einem mikroskopischen Bilde nicht hervortreten.

Ich will desshalb das Schlussergebnis der vorerwähnten Beobachtung in folgenden Satz formuliren: es scheint mir aus dem mikroskopischen Bilde, welches Fig. 1 zeigt, hervorzugehen, dass eine besondere Gruppe von mononuclearen Leukocyten, wenigstens bei gewissen Thieren oder in gewissen Fällen, an der Resorption der Eiweißstoffe Theil nimmt, und das in feine Körnchen vertheilte Material in das Innere der Schleimhaut transportirt.

Diese Beobachtung steht unter Anderem mit der von Schäfer und Zawarykin gemachten in Übereinstimmung, dass das Fett von den in die Epithelschicht eindringenden Leukocyten aufgenommen wird, und zwar entweder, wie Zawarykin annimmt, ausschließlich von ihnen, oder, was Schäfer's Ansicht ist, in so fern, als sie in der Regel die Aufnahme des Fettes vermitteln, welches bei großem Überschuss auch in die Epithelzellen eindringt. Dagegen stimmen diese beiden Forscher in der Annahme überein, dass der weitere Transport des Fettes ausschließlich durch die Leukocyten vermittelt wird (15, p. 506).

Ich gehe nun zu der Beschreibung von Fig. 2 über.

Bei der Untersuchung von Schnitten aus dem Dickdarm des Schafes fand ich im Epithel der Krypten eine Anzahl mit Körnchen gefüllte Leukocyten, vollständig ähnlich denen, die ich als im Dünndarm dieses Thieres vorkommend beschrieben habe. Doch ist die Anzahl der Leukocyten im Dickdarm merkbar geringer als im Dünndarm.

Dass sowohl Pepton, wie nicht in Pepton verwandelte Eiweißstoffe in der Schleimhaut des Dickdarmes resorbirt werden, ist ja, wie bekannt, durch die Untersuchungen von Brücke, Voit und Bauer, Czerny, Latschenberger u. A. dargethan worden. Das Vorkommen mit Körnchen gefüllter Leukocyten in der Schleimhaut des Dickdarmes ist daher nicht als ein eigenthümliches Verhältnis, sondern als ein Ausdruck für eine Resorption von Eiweißstoffen anzusehen, die hier auch stattfindet, obwohl, wovon das relativ sparsame Auftreten der Leukocyten Zeugnis giebt, in geringerem Maße als im Dünndarm.

Im Dünndarm des Schafes fand ich Körnchenzellen erst nach einer sorgfältigen Untersuchung bei möglichst starker Vergrößerung. Ihr Vorkommen wäre in Folge der ungewöhnlich geringen Menge von Körnchen im Allgemeinen, namentlich aber von gefärbten, beinahe gänzlich meiner Aufmerksamkeit entgangen. Dieses findet seine wahrscheinliche Erklärung darin, dass die Drüsenzellen eben erst den größten Theil ihres Inhalts entleert hatten und noch nicht im Stande gewesen waren, neue Sekretkörnchen zu bilden.

Bei der Untersuchung von Schnitten aus dem Duodenum, wo die Resorption am lebhaftesten war, konnte ich gar keine Körnchenzellen entdecken; ich fand nur im Grunde der Krypten eine Anzahl Zellen, die ein verworrenes Netzwerk von feinen Fäden und einzelne »schmale Zellen« zeigten. Erst in Schnitten aus der Mitte und dem unteren Theil des Dünndarmes, welche Schnitte mit Ehrlich-Biondi's Flüssigkeit tingirt waren, gelang es mir, eine geringere Anzahl Drüsenzellen mit schwach roth gefärbten und farblosen Körnern, die etwas an das in Fig. 13 wiedergegebene Bild erinnern, zu entdecken.

Dieser Fall zeigt die Nothwendigkeit, die Schnitte, wenn es sich um Körnchenstrukturen handelt, aus verschiedenen Theilen des Darmes zu untersuchen und dabei die stärkste Immersionslinse anzuwenden, die zu haben ist. Ich will die Bedeutung hiervon in Hinsicht auf mögliche künftige Kontrolluntersuchungen betonen. Außerdem sind natürlicherweise die Präparationsmethoden (Fixirung in Bichromat-Formalinmischung und Tinktion mit Ehrlich-Biondi's Flüssigkeit) anzuwenden, deren ich mich bedient und die ich sehr geeignet gefunden habe.

Sowohl im Dünn-, wie im Dickdarm beobachtete ich eine sehr große Anzahl von den vorausbeschriebenen Epithelzellen mit äußerst feinen, orangefarbigen Körnchen. Ihre Menge schien im Verhältnis zur Menge der körnchenführenden Leukocyten oder, mit anderen Worten, zur Lebhaftigkeit des Resorptionsprocesses zu stehen.

Außer diesen Zellen zeigte das interglandulare Gewebe im Dünndarm eine sehr reiche Anzahl Leukocyten mit rothen, acidophilen Granula, welche die feinen, orangegefärbten, pulverähnlichen Granulationen in gewissen Epithelzellen bedeutend an Größe übertrafen, wesshalb die Hypothese, dass Granula von den genannten Epithelzellen in die Leukocyten transportirt werden, nicht den Eindruck des Wahrscheinlichen machte. Dafür sprach auch die ansehnlich größere Menge von solchen Leukocyten, als von Epithelzellen mit orangefarbenen Granulationen. Ich blieb desshalb bei der Auffassung, dass die genannten Granulationen bis auf Weiteres nicht außerhalb der Epithelzellen beobachtet werden können.

6. Pferd.

Die Lieberkühn'schen Krypten im Dünndarm dieses Thieres zeigen eine große Ähnlichkeit mit denjenigen im Dünndarm des Rindes. Man findet nämlich im Dünndarm des Pferdes, wie Fig. 16 zeigt, eine große Anzahl Körnchenzellen, die nicht nur im eigentlichen Fundus, sondern auch etwas höher in der Drüsenröhre hinauf, gegen ihre Mitte hin, oder, richtiger, in ihrem unteren Dritttheil belegen sind.

Fig. 16 zeigt einen mit Ehrlich-Biondi's Flüssigkeit tingirten Schnitt. Vor der Tinktion habe ich in diesem Falle die Schnitte 2 Stunden in einer $^1/_5\,^0/_0$igen Lösung von koncentrirter Essigsäure in destillirtem Wasser liegen lassen und sie nachher unmittelbar für eine Zeit von 2 Tagen in die Färbeflüssigkeit übergeführt. Das Ergebnis der Tinktion ist desshalb, was die Farben anbelangt, etwas von dem in den vorigen Figuren wiedergegebenen verschieden. Die Färbung der Körnchen tritt deutlich hervor. Die Körnchen in den Körnchenzellen sind von einer rothvioletten bis bläulichen Farbe und zeigen eine Menge Übergänge von den intensiv violett tingirten in den jungen Körnchenzellen bis zu den schwach blau tingirten in den großen, vollreifen Körnchenzellen. Die Schleimzellen sind farblos oder spielen auch in einigen Schnitten in das Graubläuliche.

Was in den mit Ehrlich-Biondi's Flüssigkeit tingirten Schnitten die Aufmerksamkeit in einem besonderen Grade auf sich lenkt, ist das eigenthümliche Aussehen der Leukocyten. Ich habe in der Fig. 16*a* das Bild einer solchen Zelle wiedergegeben. Man findet dieselbe aus einer Anzahl relativ großen, durchsichtigen, orange gefärbten Kügelchen erbaut, und bei genauem Achtgeben merkt man noch einen blau gefärbten Kern, der abgeplattet am Rande der Zelle liegt, und zuweilen sogar zwei Kerne. Die erwähnten Leukocyten sind von ungewöhnlicher Größe und sehr zahlreich. In allen meinen Präparaten, die von zwei Thieren entnommenem Material angehören, finde ich die Schleimhaut mit solchen Leukocyten vollgestopft, und dieses nicht nur im Dünndarm, sondern auch im Dickdarm. Sie liegen sowohl im interglandularen Gewebe, wie zwischen den Epithelzellen in den Krypten. Dagegen sieht man nur sehr wenige von ihnen innen in den Villi. Sie bilden in einem Theil der Schnitte die überwiegende Anzahl aller Leukocyten in der Schleimhaut. Man trifft sie zuweilen in reichlicher Menge auch in der Submucosa.

In wie fern die Kügelchen, aus denen die Zelle erbaut zu sein scheint, hier zufällig vorhandene Elemente sind, oder eine bestehende Struktureigenthümlichkeit markiren, kann ich nicht mit Bestimmtheit entscheiden. Doch muss ich bis auf Weiteres die letztere Ansicht für wahrscheinlich ansehen, da ich nicht im Stande gewesen bin, einige Leukocyten von dieser Art zu finden, die des genannten Inhalts an Kügelchen ermangelt hätten. Auf diesen Schluss kann man jedoch keine einigermaßen sichere Ansicht gründen, denn es könnte ja sein, dass die Leukocyten, die im Schnitte hervortreten, sich in demselben Funktionsstadium befinden und dass sie die Kügelchen, mit denen sie gefüllt sind, von außen aufgenommen haben. Ich habe es nämlich nicht vermeiden können, meine Aufmerksamkeit auf eine gewisse Ähnlichkeit der genannten Leukocyten mit den von mir aus dem Dünndarm des Schafes beschriebenen zu richten. Doch finden sich zwischen ihnen auch gewisse Verschiedenheiten. Während die ersteren klar und nur orangefarbig sind, zeigen sich die letzteren verschieden gefärbt und undurchsichtig.

Fig. 17 zeigt ein Stück der Schleimhaut von dem Dünndarm des

Pferdes. Ich habe das mikroskopische Bild abzeichnen lassen, weil es einen in die Augen fallenden Unterschied zwischen den Farben der im Grunde der Krypten gelegenen Körnchenzellen und den höher in der Drüsenröhre hinaufliegenden Schleimzellen zeigt. Das Material ist in Hermann's Flüssigkeit fixirt und der Schnitt 10 Minuten mit Delafield's Hämatoxylin gefärbt, hierauf einige Stunden entwässert und dann 24 Stunden in einer Lösung von Safranin G (1 g auf 100 ccm absoluten Alkohol + 200 ccm Wasser) tingirt worden.

Untersucht man einen in dieser Weise behandelten Schnitt, so findet man die Körnchenzellen nur schwach tingirt, was seine Erklärung darin findet, dass die Sekretkörnchen keinen Farbstoff aufgenommen haben, während sich das intergranulare Netzwerk dunkelblau gefärbt hat. Dahingegen zeigen die Schleimelemente eine intensive, rothbraune Farbe, die deutlich auch in den Zellen hervortritt, wo nur die Spitze eine geringe Menge Schleim enthält. Übergangsformen zwischen den Körnchenzellen und den Schleimzellen konnte ich, ungeachtet ich meine Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gerichtet hatte, nicht finden.

Ich habe solche Präparate auch von den anderen der von mir untersuchten Thiere gemacht und dazu Material angewendet, das in Hermann's oder Flemming's Flüssigkeit fixirt war. Was die Tinktionsmethoden anbetrifft, so habe ich theils einfache Färbung mit Safranin oder Hämatoxylin, theils Doppelfärbung und zwar, entweder zuerst mit Safranin und dann mit Delafield's Hämatoxylin, oder auch in umgekehrter Weise angewendet, und schließlich habe ich mich auch der Eisenhämatoxylin-Safraninfärbung bedient.

Der Zweck dieser Untersuchungen war, zu ermitteln, ob die Körnchenzellen und die Schleimzellen in Bezug zu diesen Farbstoffen eine Verschiedenheit zeigen und ob Übergangsformen zwischen ihnen zu entdecken sind. Bei Doppelfärbung war das Ergebnis das eben geschilderte. Bei einfacher Färbung mit Safranin fand ich in den meisten Fällen die Sekretkörnchen in den Körnchenzellen farblos und nur das intergranulare Netzwerk tingirt; zuweilen waren jedoch zwischen den farblosen Körnchen eine Anzahl Körnchen mit einer schwachen, rothbraunen Farbe zu beobachten. Ich nehme an, dass diese gefärbten Körnchen junge Elemente waren. Die Schleimzellen zeigten eine intensive, rothbraune Farbe, die sich scharf von der schwachen Farbe der tingirten Körnchenzellen abhob.

Durch diese Beobachtungen bin ich zu der bestimmten Überzeugung gelangt, dass die Körnchenzellen und die Schleimzellen auch bei Anwendung der hier vorn erwähnten Präparationsmethoden solche bemerkenswerthe Verschiedenheiten darbieten, dass sie als gut von einander unterschiedene Arten von Zellen, als Zellen sui generis sowohl in morphologischer, wie physiologischer Hinsicht betrachtet werden müssen.

7. Schwein.

Nur einmal habe ich Material von einem Schweine genommen, was vier Stunden nach der letzten Mahlzeit des Thieres geschah.

Im Magen wurde reichlicher Inhalt angetroffen, und ein wenig Inhalt fand sich auch im Dickdarm, der Dünndarm aber war völlig leer.

Das Ergebnis meiner Untersuchung wurde negativ. In keinem der in verschiedener Weise präparirten Schnitte war bei den Epithelzellen im Grunde der Krypten eine Körnchenstruktur nachzuweisen. Dagegen fand sich im Dünndarm, was deutlich aus den in Safranin tingirten Schnitten hervorging, ein großer Reichthum an Schleimzellen.

Sollten die Körnchenzellen bei diesem Thiere wirklich fehlen, so wäre dieses Verhältnis geeignet, Verwunderung zu wecken, denn da diese Zellen beim Menschen und allen bisher untersuchten pflanzenfressenden Thieren vorkommen, dürfte man a priori annehmen können, dass sie sich auch beim Schweine finden. Davon bin ich auch fest überzeugt.

Ich habe mich gefragt, was die Ursache dieses negativen Ergebnisses meiner Untersuchung sein kann, da ja die Präparationsmethoden ganz dieselben wie im vorigen Falle sind. Bei dem Versuche, eine Antwort auf diese Frage zu finden, bin ich bei der Vermuthung stehen geblieben, dass das Material in Folge äußerer Umstände nicht in so frischem Zustande in die Fixirungsflüssigkeit kam, wie für die Fixirung der empfindlichen Körnchenzellen erforderlich ist. Meine Zeit hat es mir später leider nicht gestattet, anderes und besseres Material zu untersuchen.

Die Berechtigung der hier in Betreff der Ursache des Misslingens der Fixirung der Körnchenzellen in diesem Falle ausgesprochenen Vermuthung geht auch daraus hervor, dass ich in dem zuerst durch andere vom Pferdedarm beschaffte Material vergebens nach Körnchenzellen suchte, während ich in Material, das ich später selbst nahm, mit Leichtigkeit solche Elemente fand.

Aus dem Vorstehenden lässt sich ersehen, wie nothwendig es ist, dass das Material so bald nach dem Tode des Thieres wie möglich in die Fixirungsflüssigkeit gebracht wird. Um das Eindringen derselben in die Schleimhaut zu erleichtern, muss das Material vorher in kleine Stücke zertheilt und, wenn dieses ohne Schwierigkeit geschehen kann, die Muskelschicht vorher entfernt werden.

Ich werde künftig das Ergebnis von neuen Untersuchungen bei diesem Thiere mittheilen.

8. Hund und Katze.

Ich behandle diese Thiere unter einer gemeinsamen Rubrik, weil das Ergebnis meiner Untersuchungen in Betreff der Körnchenstruktur bei ihnen gleich ausgefallen oder negativ ist. So eigenthümlich dieses Ergebnis auch erscheinen kann, so war es mir doch nicht ganz unerwartet, da, wie schon erwähnt worden, PANETH (17, p. 184) sagt, dass er beim Hunde und bei der Katze flüchtig nach Körnchenzellen gesucht, aber keine gefunden habe. Ich habe dagegen viel Zeit und Mühe auf diesen Theil meiner Forschungen verwandt, ohne jedoch ein anderes Ergebnis als PANETH zu erhalten.

Ich habe Material von zwei Hunden, drei erwachsenen Katzen und zwei Katzenjungen untersucht. Ich habe auch danach gestrebt, das Material in verschiedenem physiologischen Zustande zu erhalten. In dieser Hinsicht gestaltet sich mein Material in folgender Weise.

1) Erwachsener Hund. Stücke aus dem Darmkanal eine Stunde nach der letzten und 29 Stunden nach der vorletzten Mahlzeit genommen.

2) Erwachsener Hund. Stücke dem Darmkanal ungefähr zwölf Stunden nach der letzten Mahlzeit des Thieres entnommen.

3) Erwachsene Katze. Stücke aus dem Darmkanal nach einem vier Tage langen Fasten des Thieres genommen. Der Darmkanal leer.

4) Erwachsene Katze, altes Männchen. Stücke dem Darme 20 Stunden nach der letzten, aus Milch und Brot bestehenden Mahlzeit des Thieres entnommen. Im Ventriculus eine große Menge unverdauter Nahrungsstoffe, im oberen Theil des Darmkanals etwas dünnflüssiger Inhalt und im Dickdarm Exkrementmassen.

5) Erwachsene Katze. Stücke genommen zwölf Stunden nach der letzten, aus Fleisch bestehenden Mahlzeit des Thieres, vor welcher dasselbe einen Tag gefastet hatte. Der Ventriculus ausgespannt von einem nur wenig verdauten Inhalt, der Darmkanal ganz leer.

6) Junge Katze, zwei Monate alt. Darmstücke $28^1/_2$ Stunden nach der letzten Mahlzeit des Thieres genommen. Der Dünndarm leer in seiner ganzen Länge, im Dickdarm etwas Inhalt.

7) Junge Katze, 15 Tage alt. Das Thier durfte sich in gewöhnlicher Weise mit Muttermilch nähren. Der Darmkanal zeigte sich überall mit Inhalt, zum größten Theil von flüssiger Konsistenz, versehen.

Dieses ganze Material hat nun, was die Forschung nach Körnchenzellen betrifft, ein gleichartiges, negatives Ergebnis geliefert.

Ohne ganz und gar die Hoffnung aufzugeben, dass es künftigen Forschern gelingen wird, auch bei dem Hunde und der Katze solche Elemente zu entdecken, muss ich doch in Anbetracht der Ergebnisse meiner Untersuchungen annehmen, dass diese Thiere der Körnchenzellen ermangeln.

Man muss sich dann fragen, worauf dieses Verhältnis beruhen kann. Eine bestimmte Antwort bin ich nicht in der Lage zu geben. Ich erlaube mir nur, anlässlich dieser Frage einige Betrachtungen anzuführen.

Es hat mich überrascht, bei der Katze 12 bis 20 Stunden nach einer Mahlzeit im Ventriculus noch reichlichen, im Dünndarm dagegen wenig oder gar keinen Inhalt zu finden. Ich bin dadurch auf die Vermuthung gekommen, dass die Magenverdauung bei dem Hunde und der Katze eine relativ wichtigere Rolle als bei den von mir untersuchten pflanzenfressenden Thieren spielt. Vielleicht steht dieses Verhältnis mit der geringen Länge in Verbindung, die der Darmkanal bei solchen Thieren wie dem Hund und der Katze im Vergleich mit dem Darmkanal bei den pflanzenfressenden Thieren zeigt. Nach einer Angabe von KUHN (29, p. 47) sind die Drüsen des Dünndarmes bei den Herbivoren stärker als bei den Carnivoren entwickelt, was ja darauf hindeutet, dass ihre Thätigkeit bei der ersteren Thierklasse intensiver ist. Zu Gunsten der Ansicht, dass die Zellen des Magens bei den Carnivoren eine lebhafte secernirende Thätigkeit entwickeln, können vielleicht Beobachtungen von BIZZOZERO und ERIK MÜLLER (23 b, p. 633) angeführt werden, die bei dem Hunde und der Katze eine reichliche Menge Geißeln tragender Spirillen im Lumen der Magendrüsen und auch im Inneren der Belegzellen fanden, welche den Halstheil der genannten Drüsen bekleiden. Die Gegenwart der Spirillen in den Deckzellen war mit der Bildung von großen, den ganzen Zellkörper einnehmenden Sekretvacuolen verbunden. Hierüber äußert sich ERIK MÜLLER folgendermaßen: »Diese Vacuolen sind wohl nur das Zeichen einer sehr starken Inanspruchnahme der Belegzellen in dem höchsten Stadium der Sekretion. Möglich ist es ja auch, dass die Spirillen durch ihre Gegenwart zu dieser Vacuolisirung der Belegzellen beitragen, aber auch in diesem Falle muss ihre Wirksamkeit wohl als eine segensreiche und für die Sekretion nützliche betrachtet werden.«

Diese Beobachtung und die derselben gegebene Deutung können den Reichthum an Sekret erklären, den man im Magen der genannten Thiere während der Digestion findet.

Obschon die angeführten Verhältnisse für die Ansicht zu sprechen scheinen, dass die Magenverdauung bei den Carnivoren vielleicht eine wichtigere Rolle als bei den Herbivoren spielt, geht doch auf der anderen Seite aus Experimenten von CZERNY und KAISER sowie von OGATA (36) hervor, dass der Magen für die Lösung der Aufgaben der Digestion nicht unumgänglich nothwendig ist. So ist es den beiden erstgenannten Forschern nach der Exstirpation des Magens bei zwei Hunden geglückt, die Thiere am Leben zu erhalten, das eine 21 Tage, das andere mehrere Jahre, während welcher Zeit sich das digestive Vermögen des letzteren Thieres in keiner Hinsicht demjenigen eines gesunden Hundes nachstehend zeigte. OGATA hinwieder, der die Methode anwandte, durch eine in der Nähe des Pylorus angelegte Magenfistel Nahrungsstoffe direkt in das Duodenum einzuführen, fand bei Hunden, dass ein Fleischfresser in seinen Darm die für die Beibehaltung des Körpergewichtes erforderliche Menge Nahrungsstoffe aufnehmen und sie völlig bis zur Bildung normaler Fäces ausnutzen kann.

Anlässlich der beschriebenen Experimente könnte man die Frage aufwerfen, ob die günstigen Ergebnisse derselben nicht dadurch bedingt gewesen sind, dass sich der Dünndarm und besonders das Duodenum dem stark vermehrten Bedarf an Digestionssäften durch eine Sekretbildung angepasst haben, die reichlicher als die normale war. Vielleicht hätte eine histologische Untersuchung nach modernen Methoden das Vorkommen von zahlreichen Körnchenzellen als ein deutliches Zeichen einer lebhaften sekretorischen Thätigkeit im Organe dargethan. Es wäre verlockend, Experimente dieser Art bei dem Hunde oder der Katze anzustellen, da es bisher noch nicht geglückt ist, im Darmkanal dieser Thiere eine andere sekretorische Thätigkeit als die Produktion von Schleim zu entdecken.

Meine Untersuchung des Darmkanals des Hundes und der Katze hat jedoch auch ein positives Ergebnis geliefert. Ich fand nämlich in einigen Fällen sowohl im Oberflächen-, wie im Drüsenepithel eine nicht unbedeutende Anzahl körnchenführender Leukocyten von demselben Aussehen und derselben Beschaffenheit im Übrigen, wie die von mir beim Schafe beschriebenen. Besonders reichlich kamen sie unter den Drüsenepithelzellen bei einem 15 Tage alten Kätzchen vor, dessen Darmkanal mit Inhalt versehen war. Da sie oft im Grunde der Krypten lagen, konnte man sie bei flüchtiger Untersuchung als Körnchenzellen auffassen.

Um die Anzahl der Zeichnungen nicht über die Gebühr zu vermehren, habe ich es unterlassen, hier ein solches Bild wiederzugeben. Ich verweise den Leser auf die Fig. 1 und 2, die eine große Ähnlichkeit mit einem solchen Bilde zeigen.

Ich schließe hiermit den Bericht über den Theil meiner Arbeit, der das Vorkommen von Körnchenzellen bei verschiedenen Thieren behandelt.

Ehe ich aber die Schlüsse darlege, die ich aus meinen Untersuchungen gezogen habe, mag hier Platz finden eine kürzere

Kritik von Bizzozero's Theorie.

Wie schon erwähnt worden ist, hat BIZZOZERO den Satz ausgesprochen, dass die Körnchenzellen nichts Anderes als junge Formen von Schleimzellen sind, was seiner Ansicht nach dadurch bewiesen ist, dass mittels gewisser Färbemittel das Vorkommen von deutlichen Übergangsformen zwischen diesen beiden Zellenarten nachgewiesen werden konnte.

Hätte BIZZOZERO wirklich Recht, so wäre damit das Problem von der Natur der LIEBERKÜHN'schen Krypten gelöst, dass dieses aber nicht der Fall ist, dürfte folgende Erörterungen an die Hand geben.

In der letzten Zeit ausgeführte Forschungen haben klar dargethan, dass man in dem Grunde der besagten Organe Körnchen antrifft, die ganz mit denen übereinstimmen, die man in verschiedenen Drüsen nachgewiesen hat und nunmehr als das Vorstadium des flüssigen Sekretes oder als das Kriterium einer Drüsenthätigkeit im Allgemeinen ansieht. Hieraus folgt ex analogia, dass in diesen Krypten ohne Zweifel eine sekretorische Thätigkeit stattfindet. Aber wenn dieses der Fall ist, so stellt sich die Frage ein, ob die betreffenden Körnchen zum Entstehen von Schleim oder einem specifischen Sekret anderer Art Anlass geben. Die Antwort hierauf ist die folgende: Gelingt es, darzuthun, dass die körnchenführenden Zellen gradweise in typische Schleimzellen übergehen, die ihr

Sekret in das Lumen der Krypte entleeren, so sind die Lieberkühnschen Krypten nur als tubulöse Schleimdrüsen zu betrachten. Fehlen hingegen solche Übergangsformen, oder, mit anderen Worten, zeigen sich die körnchenführenden Zellen scharf von den typischen Schleimzellen unterschieden, so muss hier außer dem Schleime ein specifisches Sekret anderer Art gebildet werden, und da die körnchenführenden Zellen die Schleimzellen nicht selten an Zahl übertreffen, sind die in Rede stehenden Organe also Drüsen, deren hauptsächliche Aufgabe eine andere als die Produktion von Schleim ist.

Wie verhält es sich nun in der Wirklichkeit mit dieser Sache?

In dem Vorstehenden haben wir gesehen, dass Paneth, Nicolas und Schaffer das Vorhandensein von Übergangsformen zwischen den Körnchen- und Schleimzellen verneinen wollen. Da aber die von diesen Forschern angewandten Untersuchungsmethoden, namentlich die Fixirungsmethoden, nicht von völlig befriedigender Beschaffenheit sind, ist ja die Möglichkeit, dass sich solche Übergangsformen gleichwohl finden könnten, nicht ausgeschlossen. Nun haben aber auch meine Untersuchungen, die mit den besten in der modernen Drüsenhistologie bekannten Methoden ausgeführt worden sind, das Vorhandensein von Übergangsformen zwischen Körnchen- und Schleimzellen nicht darthun können. In Folge dessen sehe ich mich für berechtigt an, zu behaupten, dass die Lieberkühn'schen Krypten im Dünndarm Drüsen mit einer doppelten Funktion sind, indem sie theils Schleim, theils und hauptsächlich ein specifisches Sekret anderer Art produciren.

Hiermit habe ich mich in Opposition gegen Bizzozero's Theorie gestellt, die ja die Natur der Lieberkühn'schen Krypten als specifischer Drüsen bestreitet und die Körnchenzellen als nichts Anderes als junge Schleimzellen auffasst, die dazu dienen, die im Oberflächenepithel verbrauchten Elemente zu ersetzen.

Gegen Bizzozero's Theorie können weiter folgende Einwendungen gemacht werden.

Im Dickdarm, wo die Schleimsekretion unbestreitbar am lebhaftesten und die Anzahl der verbrauchten Schleimzellen folglich am größten ist, fehlen die für den Ersatz bestimmten jungen Schleimzellenformen vollständig, denn die Körnchen, aus denen die Schleimsubstanz sich hier, gleichwie im Dünndarm, zuweilen bestehend zeigt, sind den Sekretkörnchen in den Körnchenzellen des Dünndarmes in mehreren Hinsichten unähnlich. Wie schon Paneth hervorgehoben hat, sind nämlich die Schleimkörnchen merkbar kleiner als die Sekretelemente in den Körnchenzellen, wozu kommt, dass auch die Konturen der ersteren weniger deutlich hervortreten als die der letzteren. Ferner habe ich bei den Thieren, die ich untersucht, die Schleimkörnchen nie intensiv mit Ehrlich-Biondi's Flüssigkeit und auch nicht intensiv mit Eisenhämatoxylin tingirt gefunden, was dagegen mit den Elementen der Körnchenzellen der Fall gewesen ist. Das Safranin, das die Schleimsubstanz intensiv tingirt, auch dort, wo sie in ganz geringer Menge vorkommt, und um so intensiver, je älter das Schleimelement ist, lässt die voll entwickelten Sekretkörnchen in den Körnchenzellen ungefärbt, während das intergranuläre Netzwerk und die jüngeren Körnchen den Farbstoff in sich aufnehmen (siehe Fig. 17). Der Unterschied zwischen den Körnchen- und den Schleimzellen in tinktorieller Hinsicht ist desshalb meines Erachtens besonders prägnant und die Möglichkeit, diese Körnchen zu verwechseln, relativ gering, vorausgesetzt, dass die für die Fixirung der Struktur der Körnchen erforderlichen Präparationsmethoden angewendet werden.

Ein anderer Grund, der gegen die Natur der Körnchenzellen als junger Schleimzellen spricht, ist folgender. In keinem anderen Organ, das einen größeren Reichthum an Schleimzellen besitzt, hat man, wenigstens bis dato, diese Zellen solche Entwicklungsstadien präsentiren sehen, wie Bizzozero den Schleimdrüsen im Dünndarm, demjenigen Theil des Darmkanals, wo ihre Anzahl die unvergleichlich geringste ist, vindiciren will. Sollten denn diese Schleimzellen hier einige ganz specielle Eigenschaften besitzen, die ihnen sonst überall fehlen? Dieses kann man zwar nicht bestimmt verneinen, doch scheint es sehr wenig wahrscheinlich zu sein.

Als ein dritter Grund gegen die genannte Ansicht mag angeführt werden, dass nach Bizzozero's Auffassung die Schleimzellen Körnchen von verschiedenem Alter und verschiedener Beschaffenheit secerniren, nämlich große und kleine safranophile Körnchen und, nebst den letzteren, auch solche, die sich mit Hämatoxylin färben. So viel mir bekannt ist, findet sich in keinem anderen secernirenden Element ein analoges Verhältnis. Die Sekretkörnchen erreichen ja in diesen Elementen, ehe sie ausgestoßen werden, um das Sekret zu bilden, unter normalen Verhältnissen erst eine gewisse Größe und Reife. In den Schleimzellen dagegen sollte die Sekretion in allen Entwicklungsstadien der Körnchen stattfinden. Auch diese Hypothese erscheint ex analogia als wenig wahrscheinlich.

Weiter erscheint Bizzozero's Ansicht auch in der Hinsicht eigenthümlich, dass er die großen safranophilen Körnchen als die jüngsten, die kleinen dagegen als ältere Elemente bezeichnet, an welche sich nachher die Bildung von hämatoxylinfarbigen Körnchen anschließe. Man kann hier mit Fug fragen: aus welchen kleineren Elementen werden dann ursprünglich die großen safranophilen Körnchen gebildet, oder, mit anderen Worten, welche Vorstadien können für sie gefunden werden?

Auf diese Frage giebt Bizzozero's Theorie keine Antwort.

Nach seiner Theorie sollen ferner Zellen mit ganz kleinen, nur bei der stärksten Vergrößerung sichtbaren safrano- oder basophilen Körnchen ausschließlich höher oben in der Krypte, also nicht in ihrem Grunde angetroffen werden. Ich dagegen habe, wie auf p. 103 hervorgehoben wurde und aus Fig. 11 deutlich zu ersehen ist, diese Elemente an beiden Stellen und im Grunde der Krypte vielleicht eben so oft, wie weiter in ihr hinauf, gegen ihre Mündung hin, angetroffen.

Nach Galeotti's auf p. 99 ff. referirten Untersuchungen sind die jüngsten, am Kerne gelegenen Schleimkörnchen säurefuchsinfarbig, d. h. acidophil, während die älteren Körnchen, gleichwie die fertigen Schleimtröpfchen, basophile Eigenschaften zeigen. Nach Bizzozero's Ansicht sind dagegen die Körnchen in den jüngsten Schleimzellen basophil, in den älteren Schleimzellen acidophil. Welche dieser Ansichten ist nun die richtige? Man wäre geneigt, Bizzozero's Ansicht als der des mehr erfahrenen Forschers den Vorzug zu geben. Indessen verdienen auch die Ergebnisse von Galeotti, der sich eines für das Studium der Schleimsekretion besonders geeigneten Materials bedient hat, beachtet zu werden. Wie sich die Sache wahrscheinlich verhält, dürfte aus der folgenden Betrachtung hervorgehen.

Bizzozero's Ansicht in Betreff der Lage der Mitosen weicht von derjenigen mehrerer anderen Forscher ab. Er hebt nämlich hervor, dass die Mitosen im Blindsack beginnen und dass man sie zuweilen in der äußersten Spitze desselben zwischen zwei Paneth'schen Zellen sieht, während Paneth (17, p. 175), Schaffer (25, p. 446) u. A. sich dahin aussprechen, dass man sie nur ausnahmsweise an der genannten Stelle und zumeist etwas höher in der Seitenwand der Krypte hinauf oder, wie Flemming, um deren Mündung herum findet. Wäre nun Bizzozero's Ansicht richtig, so würden die durch die Mitose entstandenen jungen Schleimzellen, resp. Körnchenzellen, zuerst den Grund der Krypte einnehmen, was ja in der Regel auch der Fall ist, um sich von dort, in Übereinstimmung mit seiner Theorie, gegen die Oberfläche hinauf zu begeben, während sie, wenn die andere Ansicht die richtige wäre, nach zwei Richtungen ziehen müssten, nämlich theils in den Grund der Krypte hinab, um junge Schleimzellen zu bilden, die als Ersatz für die im Oberflächenepithel verbrauchten Elemente zu dienen haben, theils nach oben, um für die Regeneration der protoplasmatischen Oberflächenepithelzellen, die bei der Thätigkeit des Oberflächenepithels untergehen, Verwendung zu finden.

Der oben angeführte Sachverhalt scheint, mit den Ergebnissen meiner Untersuchungen zusammengestellt, das Unwahrscheinliche in Bizzozero's Ansicht in Betreff der Natur der Körnchenzellen zu zeigen.

Ich will hiermit durchaus keinen Zweifel an der Richtigkeit der von diesem berühmten Forscher gemachten Beobachtungen aussprechen, muss aber bestimmt in Abrede stellen, dass die Deutung, die er ihnen gegeben hat, da sie mit den bisher konstatirten Verhältnissen in anderen sekretorischen Organen nicht in Übereinstimmung steht, richtig ist.

Ohne mich auf eine mehr detaillirte Untersuchung einzulassen, will ich meine Behauptung nur mit einem Beispiele beleuchten. Bizzozero hat durch seine Untersuchungen dargethan, dass die Körnchen in den Körnchenzellen Veränderungen in ihrer Größe und Färbbarkeit erleiden. In der jungen Zelle finden wir, wie erwähnt worden, zuerst große safranophile Körnchen, dann immer kleinere, und schließlich treten unter diesen große, hämatoxylinfarbige Körnchen auf. Ein solches Bild giebt Bizzozero in Fig. 6 *b* wieder. Dieses Bild ist meines Erachtens so zu deuten, dass wir hier nahezu reife Sekretkörnchen sehen, die sich nur ganz schwach mit Hämatoxylin gefärbt haben, während die safraninfarbigen Körnchen primäre, im intergranularen protoplasmatischen Netzwerk liegende Granula sind.

Wären die großen, mit Hämatoxylin gefärbten Körnchen Schleimelemente, so würde man erwarten können, sie von dem Safranin, welcher Farbstoff bekanntlich der beste ist, den wir gegenwärtig für eine Differenzirung der Schleimsubstanz besitzen, intensiv tingirt zu sehen. Da dieses indessen nicht der Fall ist, kann man es mit Fug in Frage stellen, ob die genannten Körnchen wirklich Schleimkörnchen sind, denn man kann wohl kaum annehmen, dass das Hämatoxylin in nur annähernd demselben Grade wie das Safranin ein specifisches Mittel für die Tingirung des Schleimes ist. Nach meinem Ermessen müssten Sekretkörnchen von einer anderen Art eben so gut wie Schleimkörnchen eine schwach blauviolette Farbe annehmen können.

In Betreff sowohl dieser wie der übrigen von Bizzozero angegebenen Farbenreaktionen will ich betonen, dass man nicht ohne Weiteres zwei Stoffe als chemisch identisch ansehen kann, nur weil sie sich mit denselben Farbstoffen in einerlei Weise färben. Sonst könnte man, wie Ehrlich (37, p. 90) treffend sagt, leicht zu der absurden Annahme verleitet werden, dass Leber-, Muskel- oder Gehirnzellen bisweilen im Stande wären, Pankreatin zu secerniren, weil sich die Granula im Pankreas mit verschiedenen Tinktionsmethoden in gleicher Weise wie die Granula der genannten Zellen färben.

Wenn zwei Zellenelemente bei Behandlung mit demselben Farbstoffe eine verschiedene Farbe annehmen, ist es dagegen wahrscheinlich, dass man es mit zwei in chemischer Hinsicht bestimmt von einander unterschiedenen Bildungen zu thun hat.

In Zusammenhang hiermit dürfte hervorzuheben sein, dass ein und dasselbe lebende Gewebe durch die Einwirkung verschiedener Fixirungsflüssigkeiten vermuthlich zu einer Menge verschiedener chemischer Verbindungen Anlass geben kann, deren tinktorielle Verhältnisse ziemlich verschiedenartig sein können.

Schließlich mag hier noch bemerkt werden, dass Bizzozero's Ergebnisse sich auf ein allzu geringes Material gründen, da er ja die Verhältnisse nur bei der Maus im Duodenum untersucht hat.

Auf Grund des in dem Vorstehenden Hervorgehobenen berechtigen die Ergebnisse meiner Untersuchungen meines Erachtens zu folgenden

Schlüssen.

1) Alle von mir untersuchten Thierarten — mit Ausnahme des Schweines (?), des Hundes und der Katze — zeigen im Grunde der Lieberkühn'schen Krypten im Dünndarme eine Art Zellen, deren morphologischer Charakter sie zu typischen Drüsenzellen stempelt.

2) Die Vorstadien des Sekretes treten in diesen Zellen in der Form von Körnchen auf, die, erst klein und färbbar, allmählich an Größe zunehmen und ihre Färbbarkeit verlieren, um schließlich als völlig reife Sekrettröpfchen in die Lumina der Drüsen ausgestoßen zu werden. Die Sekretbildung zeigt also hier dasselbe morphologische Bild, wie in den Speicheldrüsen und im Pankreas.

3) Die in Rede stehenden Drüsenzellen sind gut von den übrigen in der Schleimhaut des Dünndarmes vorkommenden Schleimzellen oder, wie sie auch genannt werden, Becherzellen unterschieden.

4) **Die Lieberkühn'schen Krypten bei den obengenannten Thieren sind aus diesen Gründen Drüsenorgane, die nebst Schleim auch ein specifisches Sekret absondern.**

5) Auch die Schleimzellen bilden, wenigstens unter normalen Verhältnissen, eine Zellenart sui generis, indem sie, ihres Inhaltes entleert, als schmale, von den übrigen Darmepithelzellen unterschiedene Zellen hervortreten, die sich wieder zu typischen Schleimzellen entwickeln.

6) Nach Beobachtungen, die bei der Untersuchung des Schafdarmes gemacht worden sind, scheinen die Leukocyten die Aufnahme und den Transport eines gewissen Nahrungsmaterials (Eiweißstoffen?) zu vermitteln.

Litteraturverzeichnis.

1. J. N. Lieberkühn, Dissertatio anatomico-physiologica de fabrica et actione villorum intestinorum tenuium. Lugd. Bat. 1745. Cit. nach No. 6 und 11.
2. Ph. C. Sappey, Traité d'anatomie descriptive. Paris 1889. Tome IV.
3. v. Haller, Elementa physiologiae corporis humani. Lausanne 1760. Cit. nach No. 6 und 11.
4. R. A. Hedwig, Disqvisitio ampullularum Lieberkühnii physico-microscopica. Lips. 1797. Cit. nach No. 5, 6 und 11.
5. K. A. Rudolphi, Grundriss der Physiologie. Berlin 1828. Bd. II.
6. L. Boehm, De glandularum intestinalium structura penitiori. Inaug.-Dissert. Berlin 1835.
7. A. v. Kölliker, Mikroskopische Anatomie. Leipzig 1852. Bd. II.
8. O. Funke, Lehrbuch der Physiologie. Leipzig 1863.
9. Todd and Bowman, The physiological anatomy and the physiology of man. London 1856. Vol. II.
10. F. E. Schulze, Epithel- und Drüsenzellen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.
11. G. Klose, Beitrag zur Kenntnis der tubulösen Darmdrüsen. Inaug.-Dissert. Breslau 1880.
12. S. Stricker, Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1871.
13. G. Schwalbe, Beiträge zur Kenntnis der Drüsen in den Darmwandungen, insbesondere der Brunner'schen Drüsen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.

14. L. Ranvier, Le méchanisme de la sécrétion. Journ. de micrographie 1887. Cit. nach No. 15.

15. A. Oppel, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere. Theil II. Jena 1897.

16. G. Bizzozero, a) Über die Regeneration der Elemente der schlauchförmigen Drüsen und des Epithels des Magendarmkanals. Anat. Anz. 3. Jahrg. 1888. p. 781—784. — b) Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXIII, 1889. Bd. XL, 1892. Bd. XLII, 1893.

17. J. Paneth, Über die secernirenden Zellen des Dünndarmepithels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888.

18. R. Heidenhain, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Pflüger's Arch. Bd. XLIII. 1888. Supplementheft.

19. B. Rawitz, Leitfaden für histiologische Untersuchungen. Jena 1895.

20. Ph. Stöhr, Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Technik. 7. Aufl. Jena 1896.

21. a) J. N. Langley and H. Sewall, On the changes in pepsin-forming glands during secretion. Proceed. of the royal soc. of London. Bd. XXIX. p. 383—388. 1879. Journ. of physiology. Vol. II. 1879. — b) J. N. Langley, On the histology and physiology of the pepsin-forming glands Proceed. of the royal soc. of London. Vol. XXXII. 1881. Philosophical transact. of the royal soc. of London. Vol. CLXXII. Part III. p. 663. 1881.

22. R. Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1894.

23. E. Müller, a) Drüsenstudien. I. Die serösen Speicheldrüsen. Archiv für Anat. und Phys. Jahrg. 1896. Anat. Abth. — b) Drüsenstudien. II. Diese Zeitschr. Bd. LXIV. p. 624—646.

24. A. Nicolas, Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle. Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Phys. Bd. VIII. 1891. p. 37—58.

25. J. Schaffer, Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. Wiener Sitzungsberichte. Bd. C. Math.-naturw. Klasse. Abth. III. 1891.

26. R. Heidenhain, Physiologie der Absonderungsvorgänge in Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. V. Theil 1. Leipzig 1883.

27. F. Hoppe-Seyler, Physiologische Chemie. Berlin 1881.

28. Hoppe-Seyler u. Thierfelder, Handbuch der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse. 6. Aufl. Berlin 1893.

29. A. Nuhn, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Heidelberg 1886.

30. G. Galeotti, Über die Granulationen in den Zellen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XII. 1895.

31. R. Krause, Beiträge zur Histologie der Wirbelthierleber. I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.

32. N. Kultschitzky, Zur Frage über den Bau des Darmkanals. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.

33. F. Kopsch, Erfahrungen über die Anwendung des Formaldehyds bei der Chromsilberimprägnation. Anat. Anz. Bd. XI. 1893.

34. A. Majewski, Über die Veränderungen der Becherzellen im Darmkanal während der Sekretion. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XI. 1894. Cit. nach No. 15.

35. F. Hofmeister, a. Über das Schicksal des Peptons im Blute. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. V. 1881. — b. Untersuchungen über Resorption und Assimilation der Nährstoffe. Archiv für experiment. Pathol. und Pharmakol. Bd. XIX, XX u. XXII. 1885, 1886, 1887.

36. M. Ogata, Über die Verdauung nach der Ausschaltung des Magens. Arch. f. Anat. u. Phys. Physiol. Abth. 1883.

37. P. Ehrlich und A. Lazarus, Die Anämie. Wien 1898. In »Specielle Pathologie und Therapie«, herausgegeben von H. Nothnagel. Bd. VIII. Theil I, Heft I.

38. Saint-Hilaire. Sitzungsberichte der Gesellschaft für die Beförderung der gesammten Naturwissenschaften in Marburg. Sitzung vom 5. August 1898. Cit. nach A. Kossel, »Über die Eiweißstoffe«. Deutsch. med. Wochenschr. 15. September 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII und IX.

Fig. 1. Schaf. Villus aus dem Duodenum. *a*, Leukocyten ohne körnigen Inhalt; *b*, Leukocyten mit körnigem Inhalt im Oberflächenepithel. Bichromat-Formalinfixirung. Ehrlich-Biondi's Farbenlösung. Zeiss' homog. Imm. 1/12, Oc. 1.

Fig. 2. Schaf. Eine Lieberkühn'sche Krypte aus dem Dickdarm. Mit Körnchen gefüllte Leukocyten unter den Epithelzellen. Fixirung, Färbung und Vergrößerung wie oben.

Fig. 3. Weiße Maus. Längsschnitt durch eine Lieberkühn'sche Krypte aus dem Dünndarm. Die Zellen im Grunde der Krypte (*a*) mit Körnchen gefüllt, höher hinauf Schleimzellen (*b*). Fixirung und Färbung wie in Fig. 1. Zeiss' Apochr. Imm. 2,0 mm, Apert. 1,30, Kompens.-Oc. 6.

Fig. 4. Weiße Maus. Quer- und Schrägschnitt durch den Grund dreier Lieberkühn'schen Krypten. Fixirung und Färbung wie oben. Zeiss' homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 5. Weiße Maus. Schnitt durch den Grund einer Lieberkühn'schen Krypte. Die Körnchen im Lumen und theilweise auch in den Zellen zu homogenen Klümpchen zusammengeschmolzen. Fixirung, Färbung und Vergrößerung wie in Fig. 4.

Fig. 6. Weiße Maus. Stück eines Längsschnittes durch eine Lieberkühn'sche Krypte. Die Körnchen in dem Grunde theils gefärbt, theils farblos. *a*, Zellen mit deutlichem Netzwerk und feinen dunklen Körnchen. *b*, »schmale Zellen«. Fixirung wie oben, Färbung mit Eisenhämatoxylin (Benda-Heidenhain). Vergrößerung wie in Fig. 3.

Fig. 7. Weiße Maus. Schnitt durch den Grund einer Lieberkühn'schen Krypte. Fixirung, Färbung und Vergrößerung wie in Fig. 6.

Fig. 8. Weiße Maus. Schnitt durch ein Dünndarmstück nach Fixirung in der für Golgi's Methode angewandten Bichromat-Osmiumsäuremischung. *a*, Fetttröpfchen im Villus, schwarz gefärbt von Osmiumsäure. *b*, Grund einer Krypte, mit durchsichtigen, glänzenden Körnchen gefüllt. Auch im Lumen sind solche Körnchen wahrzunehmen. Zeiss' Obj. D, Oc. 2.

Fig. 9. Weiße Maus. Schnitt durch das Oberflächenepithel. *aa*, zwei junge Schleimzellen. Fixirung wie in Fig. 1—7. Färbung und Vergrößerung wie in Fig. 3.

Fig. 10, 11 und 12. Meerschweinchen. Stücke zweier Längsschnitte und eines Querschnittes durch einander nahegelegene LIEBERKÜHN'sche Krypten aus dem Dünndarme. Fixirung, Färbung und Vergrößerung wie in Fig. 3.

Fig. 13. Kaninchen. Schnitt durch den Grund zweier LIEBERKÜHN-schen Krypten des Dünndarmes. Fixirung, Färbung und Vergrößerung wie in Fig. 3.

Fig. 14. Rind. Schrägschnitt durch den Grund einer LIEBERKÜHN'schen Krypte aus dem Dünndarme. Fixirung, Färbung und Vergrößerung wie in Fig. 3.

Fig. 15. Katze. Schnitt durch das Oberflächenepithel. *a*, feinkörnige acidophile Epithelzellen. Fixirung und Färbung wie in Fig. 3. ZEISS' Apochrom. Imm. 2,0 mm, Apert. 1,30, Kompens.-Oc. 4.

Fig. 16. Pferd. Schrägschnitt durch eine LIEBERKÜHN'sche Drüse aus dem Dünndarme. *a*, ein großer Leukocyt mit plattgedrücktem Kern am Rande der Zelle. *b*, Körnchenzellen. Fixirung und Färbung wie in Fig. 1. ZEISS' homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 17. Pferd. Schrägschnitt durch vier LIEBERKÜHN'sche Krypten aus dem Dünndarme. *a*, Körnchenzellen im Grunde der Krypte. *b*, Schleimzellen. *c*, Querschnitt, beide Zellenformen enthaltend. Fixirung mit HERMANN's Flüssigkeit. Färbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin, nachher mit Safranin. Vergrößerung wie Fig. 16.

Über eigenthümliche epitheliale Gebilde (Leuchtorgane) bei Spinax niger

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Rostock.)

Von

Leopold Johann,
approb. Thierarzt.

Mit Tafel X—XI und 1 Figur im Text.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Blochmann.

Es sei mir gestattet, ihm auch an dieser Stelle für das große Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, und für die Unterstützung, die er mir dabei mit Rath und That lieh, aufrichtig zu danken.

Ursprünglich war in Aussicht genommen, dass ich die gesammten Epithelverhältnisse bei *Spinax niger* einer eingehenden Prüfung unterziehen sollte, im Verlauf der Vorarbeiten jedoch traten mir merkwürdige epitheliale Gebilde in den Weg, die zu einer näheren Untersuchung reizten und die ich aus Gründen, über welche ich später Rechenschaft ablegen werde, als Leuchtorgane ansehe.

Sie bilden den Gegenstand der folgenden Untersuchungen.

I. Vertheilung der Organe.

Mit dem bloßen Auge schon besser mit der Lupe (Fig. 1) sieht man bei Betrachtung der Haut von *Spinax niger* zwischen den Hautstacheln braune bis schwarze, nicht glänzende Punkte auf einem dunklen Untergrund.

Um die Verbreitung dieser Gebilde festzustellen, benutzte ich einen männlichen und einen weiblichen Embryo von 120 und 93,5 mm Länge, weil beim Embryo der Reichthum an Pigment noch nicht so groß ist als beim erwachsenen Thier und sich in Folge dessen die

Anwesenheit der Organe überall schon mit unbewaffnetem Auge konstatiren lässt.

Es ergab sich Folgendes:

Auf der Dorsalseite des Kopfes folgen die Leuchtorgane, wie Fig. 2 zeigt, hauptsächlich den Schleimkanälen, deren Öffnungen durch kleine Kreise dargestellt sind. Von der Spitze des Rostrums aus geht ein Zug rechts und links median von der Seitenlinie bis etwas über die Linie hinaus, durch die man die Mittelpunkte der beiden Corneen verbinden kann. Von dem spitzwinkeligen Bogen, der dadurch gebildet wird, hängt gleichsam distalwärts eine ampelförmige Gruppe herab. Ihr gegenüber befindet sich proximal von der Querkommissur, die die beiden Seitenlinien verbindet, eine Ansammlung, die die Kontouren eines liegenden Kreuzes umsäumt. Aus dem Schnittpunkt der beiden Kreuzbalken erstreckt sich nach vorn eine kleine büschelförmige Gruppe.

Die Hauptmasse der in der Dorsalansicht sichtbaren Gebilde ist median von den Seitenlinien am Rumpf in je einer Reihe sich folgender, dicker, nicht glänzender schwarzer Striche und besonders großer Pünktchen angeordnet.

Die ersteren bestehen aus vielen, an einander gereihten, durch viel Pigment verbundenen Leuchtorganen, die letzteren aus einem einzelnen. Alle ganze oder halbe Millimeter ist eine Lücke in der Reihe vorhanden und die hierher gehörenden Striche oder Punkte stehen parallel der Hauptlinie, etwas median von ihr. Diese Linien an der Seite begleiten die Seitenkanäle bis zu deren Ende am ventralen Ansatz der Schwanzflosse.

Kurz bevor der Seitenkanal am Schwanzende offen verläuft, wie dies von SOLGER[1] bei *Echinorhinus spinosus* beobachtet ist, hören sie plötzlich auf, erscheinen aber wieder an der offenen Strecke, um sie dorsal und ventral zu begrenzen.

Dort, wo von den Seitenkanälen hinter den Spritzlöchern die sie verbindende Querkommissur nach vorn jederseits abgeht, schicken diese Reihen je einen Verbindungsast nach hinten, die sich eben so wie die Verbindungsäste der Schleimkanäle im spitzen Winkel treffen, so dass beide Paare zusammen ein unregelmäßiges Viereck bilden. Der Raum im Inneren desselben ist mit Organen von etwas geringerer Größe angefüllt. Von der Vereinigungsstelle der beiden Pigmentlinien zieht eine doppelte, hier und da einseitig unterbrochene Reihe von

---

[1] Archiv für mikr. Anat. Bonn 1880. p. 96.

Organen auf dem First des Rückens entlang, umgeht im Bogen rechts und links die Rückenflossen, an deren Basis sich jedoch nur sehr wenige finden, wie es für die erste auf Fig. 2, für die zweite auf Fig. 3 zur Darstellung gebracht ist, und endet beiderseits einige Millimeter hinter dem Anfang des dorsalen Schwanzflossenansatzes. Zwischen den First- und den Seitenlinien von Organen existiren unregelmäßige Verbindungen, besonders vor der ersten Brustflosse.

Auf der Seiten- und Bauchansicht sieht man einen auffallenden Farbenunterschied zwischen den stark mit Leuchtorganen besetzten und den wenig oder gar nicht damit versehenen Strecken. In den ersteren ist außer in den Organen auch zwischen diesen eine Menge Pigment abgelagert, in den letzteren fast gar nichts, so dass die ersteren schwarz, die letzteren hellgrau erscheinen (s. Fig. 3).

Ein Streifen von Organen zieht über der Nasenöffnung nach hinten bis zur Höhe des vorderen Augenwinkels. An diesem setzt sich eine andere Gruppe an, verschmälert sich nach oben und hinten und geht im Bogen, allmählich sich wieder verbreiternd, zum hinteren Augenwinkel (Fig. 2 u. 3).

Eine größere rundliche Ansammlung ist zwischen dem Spritzloch und den Kiemenöffnungen zu sehen.

Etwas hinter dieser Ansammlung, senkrecht über dem mittelsten Kiemenloch beginnt eine große, breite Straße von schwarzen Punkten, die sich bis in die Gegend der Bauchflosse hin erstreckt. Über der Brustflosse ist sie durch einen helleren Fleck, auf dem die Organe spärlicher stehen, unterbrochen.

Von hier aus bekommt auch die Oberseite der Brustflosse einige wenige Exemplare.

Zwischen dieser Straße und der Seitenlinie stehen nur vereinzelte schwarze Punkte von zusammen nicht sehr großer Zahl.

Die Haut zwischen den Kiemenlöchern und in nächster Nähe derselben ist frei von unseren Gebilden. Eben so ist es auf den Kiemen in der Kiemenspalte und in der Rachenhöhle beim erwachsenen Thier, die Embryonen wurden der Schonung halber darauf nicht untersucht.

Die übrigen Verhältnisse werde ich bei Besprechung der Bauchansicht darlegen.

Die Unterseite des Kopfes ist, wie man auf Fig. 4 sieht, ganz mit Leuchtorganen besetzt. Nur in der Nähe der Augenmitte befindet sich ein heller Fleck, auf dem bloß einige wenige stehen, und von dem Rande der Nasenlöcher und des Mundes treten sie etwas zurück.

Auf dem hellen Fleck am Augenrande sieht man, dass die Organe doch nicht willkürlich über die pigmentirten Theile der Haut verstreut sind, sondern in Gruppen angeordnet stehen müssen. Nur sehr wenige stehen hier einzeln, die meisten, die sich von der Seite her, von dem Schleimkanal, hereinschieben, zu zweien, zu vieren oder auch zu fünf und zwar die letzteren so, dass sich oben oder unten drei, auf der gegenüberliegenden Seite zwei befinden (s. Fig. 4 und nebenstehende Textfig.).

Die Schwarzfärbung der Kopfunterseite rückt hinter dem Auge in Gestalt eines breiten Lappens etwas über den hinteren Augenwinkel hinaus. Der ganze Bauch ist bis zu den Bauchflossen reich mit Leuchtorganen ausgestattet; an der Seite reichen sie bis zu einer Linie in die Höhe, die von der Basis der Brustflosse bis zur Basis der Bauchflosse gezogen werden kann. Hier schneidet die mit ihnen besetzte Zone rechtwinklig ab, greift mit einigen Exemplaren auf die Oberseite der Flossenbasis über und schreitet dann zwischen diesen, auf der Bauchseite, nach dem Schwanze zu fort.

Von dem Kreis ohne Leuchtorgane um die Mundöffnung zieht ein helles, breites Band, das ebenfalls ohne solche ist, nach oben und ein anderes eben solches senkt sich etwas weiter dahinter, vor den Kiemenlöchern, in die punktirte Fläche hinein, wie sowohl Fig. 3 als Fig. 4 zeigt.

Die Unterseite der Brustflosse ist zum größten Theil frei von Leuchtorganen (Fig. 4). Nur am vorderen Ende schieben sich zwei punktirte Zipfel auf sie herauf, ein langer spitzer und ein kürzerer stumpfer. Fig. 7*a* zeigt die Bauchflossen- und Schwanzgegend eines weiblichen, Fig. 7*b* eines männlichen Embryos von der Ventralseite. Die Flossen selbst sind ohne Leuchtorgane, ihre Basis ist jedoch sehr stark mit ihnen belegt bis auf einen keulenförmigen Fleck, der nach der Flosse zu nur durch eine einfache Reihe von Organen begrenzt wird, und bis auf den Rand um die Kloakenöffnung.

Beim weiblichen Embryo beginnt die Pigmentirung der Schwanzgegend distal vom After mit einer feinen, sich verbreiternden Linie von Leuchtorganen, beim männlichen fängt sie in breiter Front erst am hinteren Ende der Flossenbasis an. Sie verbreitet sich seitlich bis zur Höhe der oben erwähnten, nach hinten ziehenden Straße von Organen und schickt hier einen großen, breiten Fortsatz nach vorn über diese und einen anderen nach hinten und oben nach der Seitenlinie zu. In Fig. 3 sind über den Bauchflossen beide Fortsätze, in Fig. 7*a* und 7*b* nur die hinteren zu sehen. Wo der mediane Rand des hinteren Fortsatzes zur Mittellinie zurückkehrt, hört die breite Pigmentirung auf und es ziehen nur zwei schmale Bänder von Leuchtorganen, einen schmalen Streifen in der Mittellinie frei lassend, der sich beim männlichen Embryo weiter als beim weiblichen den Bauchflossen nähert, nach dem Schwanze hin. In der Mitte ungefähr zwischen After und Schwanzflossenansatz stehen allmählich die Punkte dünner und stellen dann nur noch die Kontouren der Bänder durch vier parallele Linien dar. Die beiden innersten enthalten eine immerhin noch ganz stattliche Anzahl, die beiden äußersten nur wenige. Vor dem ventralen Ende der Schwanzflosse befindet sich wieder eine größere Ansammlung von Leuchtorganen und diese schickt den eben erwähnten äußeren Linien je einen Zipfel, den beiden inneren einen quadratischen Fortsatz entgegen, um sich mit ihnen zu verbinden.

Eine schmale, nach hinten immer spitzer werdende Abtheilung steht dann rechts und links vom ventralen Ende der Schwanzflosse.

Beim erwachsenen Thier sind die Verhältnisse im Großen und Ganzen dieselben.

Hier wurden zur Kontrolle kleine Stückchen aus der Haut eingebettet und geschnitten. An der Unterseite des Kopfes sind die beim Embryo hellgrauen Stellen ohne Leuchtorgane zwar auch pigmentirt, aber nicht so stark wie die Umgebung. Die feine Zeichnung auf der Oberseite ist in Folge der starken Pigmentanhäufung nicht mehr wahrzunehmen. An der Unterseite der Brustflossen sind dieselben mit unseren Organen versehenen Zipfel vorhanden, die Fig. 4 zeigt, nur sind sie natürlich eben so, wie die Brustflossen selbst gewachsen. Das Größenverhältnis zwischen beiden ist aber dasselbe geblieben.

Auf der Oberseite der Brustflossenbasis ist die Zahl der Punkte eben so wie beim Embryo sehr klein. Die bei diesem auf einem länglichen Fleck versammelten Organe haben sich jedoch beim erwachsenen Thier in eine lange Reihe auf der Grenze zwischen Basis und Flosse ausgezogen. An manchen Thieren ist zwar die Pigmentirung der Brustflossen viel ausgedehnter wie beim Embryo, der Reichthum an Leuchtorganen stellt sich jedoch, wenn man Hautstückchen excidirt und untersucht, als derselbe heraus.

Auf der Oberseite der Bauchflossenbasis haben sich die Organe, die beim Embryo nur in ganz geringer Zahl, zu vier oder fünf, hinter einander nahe dem ersten Flossenstrahl standen, bedeutend weiter nach hinten ausgedehnt und sind beinahe bis an den Winkel, den der hinterste Flossenstrahl und der Schwanztheil des Rumpfes mit einander bilden, gerückt.

Die Unterseite der Brustflossenbasis weist dieselben Verhältnisse auf wie beim Embryo.

Der von Leuchtorganen freie Raum (Fig. 3), der beim Embryo zwischen der in Höhe des Spritzloches nach hinten führenden Straße von Punkten und der Bauchfläche, sowie in seiner Fortsetzung zwischen den vom Pigment hinter den Bauchflossen nach oben ausgesandten Zipfeln und der Seitenlinie vorhanden ist, markirt sich beim erwachsenen Thier scharf als von der Brust- bis zur Bauchflosse verlaufender weißer Streifen. Hier wendet er sich nach oben, um den vorderen Zipfel von Leuchtorganen zu umgehen und läuft dann unterhalb der Seitenlinie bis 1 cm hinter den Anfang des Schwanzflossenansatzes. In der Gegend der Brustflossen zieht, entsprechend den Verhältnissen des Embryos ein helleres Band von dem Streifen nach oben.

Die beiden Zipfel mit Organen, die das Pigment hinter den Bauchflossen nach oben und vorn sowie nach oben und hinten schickt, sind auch beim erwachsenen Spinax bei genauerem Zusehen deutlich zu erkennen.

Der hinterste Theil des Seitenkanals verläuft auch im späteren Alter offen bis 3 cm hinter dem Anfang des Schwanzflossenansatzes bei 34 cm Gesammtlänge des Thieres und ist am oberen und unteren Rande von Leuchtorganen umsäumt. Auf dem Raume ober- und unterhalb der Seitenlinie finden sich beim erwachsenen Spinax schwarze, bis $^1/_2$ mm ungefähr lange, stäbchenförmige, unregelmäßig und spärlich verstreute Stippchen, die bei näherem Zusehen dem Thier ein fein gesprenkeltes Aussehen verleihen. Sie bestehen eben so wie die längs der Seitenlinie laufenden dicken Striche aus aneinander gereihten Organen.

Die auf dem Rückenfirst entlang laufende doppelte Linie von Punkten ist auch beim erwachsenen Spinax schon mit bloßem Auge zu konstatiren.

II. Mikroskopische Anatomie der Organe.

Um die mikroskopische Anatomie der Gebilde festzustellen, wurden Flächen-, Längs- und Querschnitte durch die Haut gemacht und zwar rechne ich bei den beiden letzteren Bezeichnungen immer nach der Hauptachse des ganzen Fisches.

Da sich sowohl Flächenschnitte in Folge ihrer Unübersichtlichkeit und Längsschnitte in Folge der vielfach schiefen Lagerung der Organe in der Haut, wie später des Näheren aus einander gesetzt werden wird, als ungeeignet zur Untersuchung erwiesen, ganz abgesehen davon, dass sie in Folge des radiären Baues des Untersuchungsobjektes nichts Besonderes boten, wurden hauptsächlich Querschnitte angelegt von 5—10 μ Dicke. Das Material, was mir vom erwachsenen Spinax zu Gebote stand, war gleich nach dem Fang in 10%iger Formollösung konservirt worden und darin bis jetzt verblieben, z. Th. auch nach Behandlung mit ZENKER'scher Flüssigkeit in Alkohol aufbewahrt.

Einige Schnittserien, die ich aus der Institutssammlung zur Ausnutzung erhielt, sind aus mit ZENCKER'scher Flüssigkeit konservirter Haut hergestellt. Die Embryonen waren in Formol, Sublimat, Chromosmiumsäure und in ZENCKER'scher Lösung konservirt.

Um das Material schneiden zu können, musste es zuvor entkalkt werden. Dies geschah in Salpeter- oder Chromsäurelösung.

Die Schnitte wurden mit Wasser oder Eiweißlösung aufgeklebt und, wenn sie eine lange Wasserbehandlung durchmachen sollten, noch durch einen Photoxylinüberguss gesichert.

Da das Pigment die Einsicht in die Organisation ganz erheblich störte, wurde es mit Chromsalpetersäure nach JANDER entfernt.

Die Schnitte wurden darauf in Eosin-Hämatoxylin, meistens jedoch mit Orange-G-Hämatoxylin gefärbt. Um die Basalmembran besser sichtbar zu machen, wurde die VAN GIESON'sche Methode angewandt.

Orange-G-Hämatoxylin lieferte die besten Präparate.

Ehe ich zur speciellen Beschreibung der Leuchtorgane übergehe, will ich zur Orientirung noch einige Worte über den allgemeinen Bau des Integuments von *Spinax* vorausschicken, der derselbe ist, wie er von LEYDIG, OSKAR HERTWIG und KLAATSCH schon bei anderen Haien genauer beschrieben wurde.

Die Cutis besteht aus zwei Schichten. Die innere ist ein straffes Gewebe aus zwei sich rechtwinklig kreuzenden Faserzügen, die parallel zur Hautoberfläche und diagonal zur Hauptachse des Körpers verlaufen. Beide werden in ziemlich regelmäßigen, kurzen Abständen von dünnen Faserbündeln durchbohrt, die von der Subcutis in die äußere Schicht der Cutis steigen. Diese besteht aus maschigem, lockerem Bindegewebe von verschiedener Höhe mit zahlreichen Blutgefäßen, das nach oben hin durch die Basalmembran abgeschlossen wird. Am Bauch ist sie sehr stark entwickelt, wie z. B. Fig. 18, 19*a*, 19*b* zeigt; am Rumpf und am Kopf jedoch besteht sie zum Theil nur aus einer dünnen Schicht, in der die Hauptmasse des

Pigments eingelagert ist (Fig. 8, 17). Auf der Basalmembran steht eine Schicht hoher schlanker Palissadenzellen und über diesen befinden sich 4 bis 19 Lagen gewöhnlicher Epithelzellen von 0,00283 bis 0,0283 mm Gesammthöhe. In der höchsten Lage sind die Zellgrenzen überhaupt nicht mehr oder nur sehr selten zu erkennen. Den Abschluss nach der freien Oberfläche bewirkt eine cuticulaähnliche Verdickung der Zellwand.

In den untersten Schichten der Epidermis liegen überall zwischen den Zellen Ausläufer von Pigmentzellen, direkt unter der Basalmembran fast überall dicke Stränge und Klumpen von Pigment (Fig. 8, 9, 10).

An den Hautstacheln klimmt die Epidermis beträchtlich über das Niveau ihrer Umgebung empor (s. Fig. 5). Hier sieht man in ihr eine Menge von LEYDIG'schen Zellen[1], die sich im Gegensatz zu später zu besprechenden Zellen mit Orange-G-Hämatoxylin nicht gelb, sondern blau färben.

Es wurde festgestellt, an welchen Standorten das Epithel eine im Gegensatz zur gewöhnlichen Höhe von vier bis sechs Zellschichten außerordentliche Entwicklung zeigte, wie oben gesagt bis zu 19 Zelllagen.

Die größere Dicke des Epithels macht sich schon makroskopisch durch einen Mangel an Transparenz bemerkbar, der bewirkt, dass man diese Strecken, die zum Theil, wie z. B. die Unterseite des Rostrums sogar sehr stark mit Pigment in der Tiefe imprägnirt sind, nicht schwarz, sondern graublau bis hellgrau, bis weißlich gefärbt sieht. Besonders groß sind diese Bezirke auf der Unterseite des Kopfes, wo sie hauptsächlich dem Verlauf der Schleimkanäle zu folgen scheinen. Auf den verdickten Stellen stehen keine Stacheln.

Die Größe der Ausbreitung ist individuell etwas verschieden.

---

[1] LEYDIG betont überall (Beitr. zur Anat. u. Entwicklung der Rochen und Haie. p. 79. Untersuchungen über Fische und Reptilien. p. 34), dass bei den von ihm untersuchten Selachiern außer in der Rachenschleimhaut keinerlei Schleimzellen in der Epidermis seien.

OSKAR HERTWIG (Jen. Zeitschr. für Naturwiss. 1874, p. 335) hat schon die Allgemeingültigkeit dieser Thatsache umgestoßen, indem er für die von ihm untersuchten Species im Allgemeinen sagt: »In den oberen Zellenlagen finden sich häufig Schleimzellen.« Er bildet die Umgebung je eines Stachels von *Heptanchus cinereus* und von *Acanthias vulgaris* mit solchen ab, sagt jedoch nicht, dass sie nur an diesen Orten zu finden wären.

Bei *Spinax* sind hauptsächlich in der Umgebung der Stacheln LEYDIG'sche Zellen in dem Sinne, wie der Name bei Amphibien gebräuchlich ist, vorhanden. Becherzellen habe ich nirgends in der äußeren Decke gesehen.

In Fig. 6 stellen die hellgehaltenen Theile die hellgraue, verdickte, die schattirten die normale Epidermis dar.

Man sieht, dass der ganze Mund von einer hellen Zone umgeben ist. Von dieser erstreckt sich nach oben ein schmaler Ausläufer, der sich zuweilen noch auf die rechts und links vom Mittelkanal abgehenden Schleimkanäle fortsetzt, der sich nach der Gabelung des Mittelkanals ausbreitet und die ganze vordere Hälfte des Rostrums einnimmt, die Nasenlöcher umgreift und einen Fortsatz jederseits in das Dreieck caudalwärts schickt, das von den Nebenschleimkanälen gebildet wird.

Weiter ist diese Verdickung der Oberhaut vorhanden an der Basis der Rückenflossen, an der Ventralseite der Brustflossenbasis, an der Dorsal- und Ventralseite der Bauchflossenbasis, am ventralen Ansatz der Schwanzflosse und in der Umgebung der Kiemenlöcher. Auf Fig. 3 sind die mit diesem Epithel versehenen Stellen der Rückenflossen und des dorsalen Theils der Bauchflossenbasis mit dunkler Schattirung versehen worden.

Auf der Unterseite der Brustflossenbasis betrifft die Verdickung den proximalen Zipfel von Leuchtorganen, der sich in Fig. 4 in sie hineinschiebt.

An der Ventralseite der Bauchflossenbasis (Figg. 7*a*, 7*b*) ist die Linie von Organen, die vom vorderen äußeren Rand der Basis nach hinten zieht, und der von Organen freie Rand rechts und links vom Genitalporus der Sitz der Verdickung. Beim Embryo ist sie, besonders in der Schnauzengegend, überall schon angedeutet.

Die Leuchtorgane stellen sich dar als eine halbkugelige Einsenkung der Epidermis in die Cutis. Ihre Achse steht an der Unterseite des Rostrums und in der Mittellinie des Bauches senkrecht zur Hautoberfläche. Seitlich von der Mittellinie ist ihre Achse nach dieser zu gerichtet, an den Seitentheilen des Schwanzes nach unten (Fig. 10). In Folge dieser Lagerung geben an diesen Stellen Längsschnitte zum Fisch, senkrecht zur Oberfläche der Haut geführt, niemals Längsschnitte durch die Achse der Organe, sondern nur Querschnitte.

Die äußere lockere Schicht der Cutis ist durch das Organ, wenn sie nicht sehr stark entwickelt ist, bis auf eine schmale Zone, in der das Pigment eingebettet liegt, verdrängt. Entfernt man dieses, so sieht man, dass das pigmententhaltende Gewebe unter dem Leuchtorgan anders gebaut ist als das unter dem gewöhnlichen Epithel. Beide sind hell und lichtdurchlässig und von etwas gelblicher Färbung, die wohl von Resten des Pigments herrührt. Das erstere jedoch zeigt nur wenige, unregelmäßig koncentrisch zu dem Organ verlaufende Fasern, während das letztere aus einem dichten Gewirr regellos durch einander laufender Faserzüge besteht.

Der in die Cutis eingesenkte Theil des Leuchtorgans wird von einem schalenförmigen Blutsinus umgeben (Fig. 8, 11, 12).

Das Leuchtorgan setzt sich aus folgenden Bestandtheilen zusammen.

Auf der Basalmembran sind zwei bis fünf Lagen von je vier bis sechs in einem Kreise angeordneten Zellen so aufgebaut, wie dies am besten Fig. 13 (*Lz*) im Flächenschnitt durch die Haut veranschaulicht.

Die Kerne aller Zellen liegen nach außen, während die Leiber ins Innere gestreckt sind. Die Form der Zellen ist spitz eiförmig bis keilförmig auf einem Flächenschnitt, elliptisch auf dem Querschnitt (zum Fisch) (Fig. 11, 12). In dem inneren Theil der Zelle befindet sich regelmäßig eine große helle Vacuole mit geringen Mengen feinkörnigen Inhalts, wie auf Fig. 12 oder mit zusammengeballten geronnenen Massen von einem sich mit Orange-G stark gelb, mit Eosin schwach roth färbenden Sekret, das mit zahlreichen großen und kleinen lichtbrechenden Körnchen vermischt ist (Fig. 8, 10, 13 *Sekr*). Ich nehme an, dass dies nur unlösliche Rückstände sind, dass die Hauptmasse des Sekrets durch die Behandlung mit Alkohol entfernt und so die Vacuole geschaffen wurde, wie dies PANCERI[1] bei den leuchtenden Zellen der *Phyllirrhoe bucephala* beobachtet hat. Eben so hat RAWITZ[2] eine Löslichkeit des leuchtenden Sekrets der *Pholas dactylus* in Alkohol festgestellt. Was die Zusammensetzung der Körner anbetrifft, so halte ich sie nach ihrer Farbenreaktion für eiweißartige Körper im Gegensatz zu PANCERI und LEYDIG, deren Ansichten ich später anführen werde. Der peripher liegende Protoplasmaleib der Zelle färbt sich sehr stark gelb mit Orange-G-Hämatoxylin und zeigt im Innern eine Menge feiner Granulationen, ähnlich denjenigen, die in dem Sekret der Vacuolen zu sehen sind.

Diese Zellen werde ich »Leuchtzellen« nennen, die Berechtigung dazu wird aus dem Späteren klar werden.

Der unterste Kreis der Leuchtzellen wird direkt von der Basalmembran umschlossen, in den oberen Lagen jedoch drängen sich zwischen sie und die Basalmembran Zellen (Fig. 12, 13), die ihrer Gestalt nach Cylinderzellen des Epithels sind, aber bedeutend kleinere Kerne zu besitzen scheinen. Es liegt dies daran, dass sie vielfach auf der Längsseite quer durchschnitten sind. Ihre sehr langen, cylindrischen, dünnen Basen reichen, eine über die andere geschichtet, beinahe bis zur untersten Lage von Leuchtzellen und setzen sich erst hier an die Basalmembran an, wie dies auf Fig. 10 im Querschnitt, auf Fig. 13 im Flächenschnitt zu sehen ist. Auf Fig. 13 sieht man um den Kreis von Leuchtzellen mit großen Kernen einen Kranz von kleineren Kernen liegen, und durch und um diese ziehend unregelmäßige scharfe Linien. Der äußerste unregelmäßige Kreis ist ein Durchschnitt der Basalmembran, die weiter nach innen liegenden Linien sind Falten derselben. Die um die Leuchtzellen liegenden kleinen Kerne gehören den oben erwähnten Palissadenzellen an, die radiär in ihrer Nähe verlaufenden feinen Striche sind die Grenzen der sich von der Oberfläche cutiswärts neben ihnen herabsenkenden Basen anderer Palissadenzellen. Diese schließen sich (Fig. 11, 12) über der gesammten Menge der Leuchtzellen zu einem Gewölbe, das auf dem Durchschnitt betrachtet zehn bis zwölf großkernige Zellen in so dichtem Gedränge enthält, dass nur sehr selten die Grenzen zu erkennen sind. Die Kerne sind oval bis rund oder auch eckig, scheinbar von verschiedener Größe. Sie liegen aber nur sehr unregelmäßig und sind desshalb verschieden vom Messer getroffen. Je näher diesen Kernen die darunter gelegenen Leuchtzellen kommen, um so schmaler und kürzer werden sie, bis man Stadien hat, wie ich sie in Fig. 11 abgebildet habe. Eine der drei Zellen (*Lz*), die im Begriff sind, eine Vacuole zu bilden, liegt fast noch mitten unter gewöhnlichen Kernen, so dass anzunehmen ist, dass sich die Leuchtzellen von oben her, von diesem Gewölbe ergänzen. Es wäre denkbar, dass auch von der Peripherie her, von den Cylinderzellen ein Ersatz der verbrauchten Leuchtzellen stattfände, ich habe aber keine darauf hindeutenden Stadien gesehen.

---

[1] Intorna alla luce che emana della cellule nervose della Phyllirrhoe bucephala. 1872.

[2] Jen. Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XIV. N. F. XVII. Sonderabdr. Jena 1890. p. 23, 24.

Nach oben, nach der freien Oberfläche zu, producirt das Gewölbe noch eine besondere Art von Zellen, und ich werde es desshalb das »Keimlager« nennen.

Dies (Fig. 8, 9, 10, 11, 12 *Lsz*) sind verschieden große, rundliche bis linsenförmige Zellen, von denen ich der Kürze wegen als »Linsenzellen« sprechen werde, die zu zweien und mehr, eine über die andere gelagert, meistens eine zusammenhängende Reihe bis zur Oberfläche der Epidermis bilden. Ihr Kern liegt an der Wand, das Innere ist mit einem geronnenen Sekret angefüllt, das dem Produkt der Leydig'schen Zellen sehr ähnlich sieht, das sich aber im Gegensatz zu diesem mit Orange-G-Hämatoxylin nicht blau, sondern intensiv gelb färbt. Es bildet eine homogene, nicht glänzende, zusammenhängende Masse, an deren Rand sich hier und da rundliche helle, schwach blau gefärbte Flecke zeigen, wie sie auf Fig. 11 abgebildet sind.

Zu diesen Zellen rückt das Epithel von der Nachbarschaft und schließt sich über und zwischen ihnen. Durch das Wachsthum der Epidermis werden sie in die Höhe gehoben, zuerst geöffnet und entleert (Fig. 11, 14 *Lsz*), dann abgestoßen. Ihr Ersatz findet, wie schon gesagt, von der oberen Fläche des Keimlagers statt. Ein jüngstes Stadium ist in Fig. 11 dargestellt.

Es bliebe noch übrig über die Pigmentirung zu sprechen. Es umgiebt das Organ erstens in der Cutis jenseits des Sinus korbartig ein Geflecht dicker Pigmentstränge. Ein zweites befindet sich innerhalb der Basalmembran. Dieses letztere schickt in der Peripherie Ausläufer sowohl in die Interstitien der Leuchtzellen als des Keimlagers hinein (Fig. 8, 10).

Von der Peripherie des Keimlagers erheben sich eine Menge rankenförmiger Fortsätze von Pigmentzellen, die sich wieder unter einander verbinden und die Linsenzellen umspinnen (Fig. 10). Fig. 9 zeigt einen Flächenschnitt durch die Haut in Höhe einer Linsenzelle. Der helle Raum in der Mitte ist eine solche. Die Achse des Organs bleibt immer entweder ganz frei von Pigment, wie in Fig. 8, oder sie enthält nur sehr wenig.

Was die besprochenen Bestandtheile anbetrifft, sind die Organe aller Körpergegenden übereinstimmend gebaut, nur die Ausbildung der einzelnen Elemente ist nicht überall gleich.

Wie am Kopfe die Epidermis vielfach eine erstaunliche Höhe erreicht, so sind auch die hier befindlichen Leuchtorgane plump und massig.

Die Leuchtzellen sind eben so wie das Keimlager in allen Dimensionen sehr groß.

Die Linsenzellen haben jedoch im verdickten Epithel den relativ geringsten Umfang, sind fast alle gleich groß (Fig. 8), rundlich, nicht linsenförmig. Sie bilden seltener, zur Oberfläche des Epithels aufsteigend, kontinuirliche Reihen, sind vielmehr öfter durch mehrere gewöhnliche Zellschichten von einander getrennt oder stehen nicht senkrecht über einander.

Im Epithel von der gewöhnlichen Höhe an der Unterseite des

Rostrums sind zwei bis drei kleine linsenförmige Linsenzellen vorhanden (Fig. 11 und 12).

Am Rumpf (Fig. 10) bietet die geringe Dicke der Epidermis nur Platz für das Nöthigste.

Die Leuchtzellen sind in eben so großer Zahl wie am Kopf vorhanden, sind aber eben so wie das Keimlager auf einen ganz geringen Raum zusammengepresst, so dass die jüngsten Entwicklungsstadien der Leucht- und Linsenzellen zuweilen nur durch zwei Zellschichten getrennt sind, und denselben Forderungen an Raumersparnis haben sich die Linsenzellen anbequemt. Sie sind entsprechend der geringeren Höhe des Epithels in kleinerer Zahl als in der verdickten Kopfhaut vorhanden, zu vier bis sechs. Zwischen ihnen liegen keine gewöhnlichen Epidermiszellen, sondern eine schließt sich dicht an die andere an. Sie erreichen an den Seitentheilen des Rumpfes und Bauches die größten Dimensionen am Körper und in Folge dessen wäre, wenn sie senkrecht zur Oberfläche der Haut über einander ständen, kein Platz für sie vorhanden; die äußerste würde übermäßig stark hervorragen, schnell abgenutzt und geöffnet werden. Desshalb haben sie sich zusammen mit dem ganzen Organ schief in die Epidermis gelagert (Fig. 10). Sie sind linsenförmig, ihre Größe nimmt nach außen immer mehr zu, so dass sie zusammen den Eindruck eines optischen Systems machen.

Um die Innervation der Leuchtorgane festzustellen, wurden Versuche mit Golgi'scher Färbung angestellt, die gar kein Resultat brachten, weil das Material ungeeignet dazu war. An Schnitten wurde die Osmiumsäure-Holzessig-Methode erprobt und die Nerven färbten sich auch bis zum Eintritt ins Pigment, aber solche Resultate waren besser mit Orange-G-Hämatoxylin zu erreichen. Während sich in Osmiumsäure-Holzessig Alles schwarz färbt, nehmen hiermit die Kerne des die Nerven begleitenden Bindegewebes immer eine von der der Cutis verschiedene Färbung an, gelb oder blau, je nachdem, welcher der Farbstoffe länger eingewirkt hat.

Es wurden zuerst Schnitte durch die Schnauzengegend untersucht, da anzunehmen war, dass, wenn die Leuchtorgane eine eigene Innervation besäßen, hier entsprechend der reichlicheren Versorgung der Kopfhaut mit Nerven die herantretenden Stämmchen auch relativ größer und daher leichter zu sehen sein würden als an Organen aus der Rumpfhaut. Fast alle Untersuchungen, besonders die über die Endverzweigungen der Nerven, wurden an Schnitten vorgenommen, deren Pigment zerstört war.

Nur in einem einzigen Falle sah ich ein Nervenstämmchen direkt am Pol eines Organs zutreten. Es überschritt jedoch nicht den Blutsinus, sondern muss sich innerhalb des pigmentirten Gewebes in feine Fasern aufgelöst haben, da auf den nächsten Schnitten nichts mehr von ihm zu sehen war. Es könnten also nur sehr dünne Fasern etwa mit den Bindegewebsbälkchen, die hier und da den Sinus überschreiten, direkt zu dem Organ gelangt sein.

Die übrigen Nerven, die ich an die Organe herantreten sah, gingen sämmtlich in der Peripherie derselben an das Pigment der Cutis und lösten sich hier auf, waren wenigstens nur in kleinen Zweigen kurze Strecken zu verfolgen. Die geeignetsten habe ich in Fig. 14 und 16 abgebildet. In Fig. 14 ist die Ausbuchtung der Basalmembran der tangentiale Durchschnitt durch ein Leuchtorgan. Die eintretende Faser links ist deutlich; rechts glaubte ich auch einige feine Äste ins Epithel aufsteigen zu sehen, habe aber von deren Abbildung Abstand genommen, wie auch auf verschiedenen anderen Figuren, weil ich meiner Sache hier nicht positiv sicher war.

Zwischen den Basen der Palissadenzellen finden sich helle durchscheinende Lücken, die leicht den Eintritt eines Nerven vortäuschen können. Einen Fingerzeig, wo ein solcher oder der eines Pigmentzellenausläufers erfolgt, giebt oft eine trichterförmige Ausbuchtung der Basalmembran in der Richtung nach außen, an deren Spitze eine Öffnung beim Heben und Senken des Focus zu konstatiren ist. In Fig. 17, 20*a* und 20*b* habe ich solche Eintrittsstellen abgebildet.

In Fig. 16 geht der Nerv von einem in der Subcutis verlaufenden Hauptstrang ab, entsendet nach links zwei Nebenäste, deren Verfolgung nichts Wesentliches bot, und theilt sich dann in zwei Äste, deren jeder an eine Seite des Organs tritt und sich in dem pigmentirten Gewebe verliert.

Links lassen sich einzelne Fasern des Nerven bis zu der hellen Zelle, die über dem Blutgefäß liegt, verfolgen. In dem Pigmentgewebe zwischen den beiden Ästen habe ich nichts von Nervenfasern wahrgenommen.

Da also die Nerven niemals direkt in ein Leuchtorgan hinein, sondern höchstens an die Peripherie traten, da dies nur relativ selten vorkam und da endlich die Organe von diesen Stämmen nur sehr kleine Ästchen bekommen haben können, weil größere mit positiver Sicherheit hätten gesehen werden müssen, lag die Vermuthung sehr nahe, dass die Nerven, die ich zu Gesicht bekommen, gewöhnliche Hautnerven seien. Zur Bestätigung war es nöthig, die Art der

Innervation der übrigen Epidermis festzustellen. Es ergab sich, dass diese mit der oben beschriebenen total übereinstimmte.

Es wurde zunächst auch hier die Epidermis der Unterseite des Rostrums untersucht. Es treten die Nerven bis an das pigmenthaltige Gewebe der Cutis und lösen sich hier in ihre Endverzweigungen auf. Fig. 17, 20*a* und 20*b* zeigen solche. —

Fig. 20*a* und 20*b* sind zwei auf einander folgende Schnitte, der auf Fig. 20*a* sichtbare Nerv kommt aus der Subcutis und schwillt auf Fig. 20*b* zu einem Kolben von 2,26 μ Breite an, der einen Fortsatz durch die auch hier ins Epithel vorgestülpte Basalmembran sendet. Die Verhältnisse am Rumpf sind im Princip dieselben, nur ist der Reichthum an Nerven und die Größe derselben geringer. Es sind zwar viele in der inneren Lage der Cutis zu sehen, aber nur wenige Ausläufer zum Epithel.

In Fig. 15 geht ein Nerv von einem solchen Stamm in der Cutis ab zum Pigment jenseits des Blutsinus eines Organs.

Ähnliche Bilder, bei denen jedoch der Nerv nicht so nahe an das Leuchtorgan herantritt, sich also schon vorher in seine Endverzweigungen auflösen muss, habe ich noch mehrere gesehen.

Bei der übrigen Epidermis, zwischen den Leuchtorganen, sind die Befunde dieselben. Nur einmal sah ich einen eben so dicken Ast wie in Fig. 15 an das Pigment treten, sonst ließen sich die Ausläufer nicht so weit beobachten.

An der Bauchhaut des 94 mm langen Embryos ergab sich etwas Ähnliches.

Ich sah keinen einzigen Nerv, der an ein Leuchtorgan ging, die hier, wie Fig. 22 zeigt, schon recht stattlich entwickelt sind, wohl aber solche in ihrer Nähe, die mitten in der Cutis endigten.

Fig. 18, 19*a* und 19*b* stellen die Nervenfasern dar, die ich am weitesten verfolgen konnte. Der obere Theil des Nerven in Fig. 19*a* ist nur bei sorgfältiger Benutzung der Mikrometerschraube zu sehen, und es lässt sich nicht entscheiden, ob er nicht ein abgeschnittener Theil des auf dem nächsten Schnitt (Fig. 19*b*) sichtbaren Ausläufers einer Pigmentzelle ist. Auf jeden Fall ist es wohl nach Emil Ballowitz[1] anzunehmen, dass an dieser Pigmentzelle der Nerv bis zum Epithel wandert.

Ein zweiter feiner Ast geht von dem am weitesten links stehenden der drei Kerne in der Cutis zum Pigment.

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LVI. Leipzig 1893.

Aus den vorstehenden Resultaten geht hervor, dass im Verhältnis zur Gesammtzahl der Leuchtorgane die Menge derer, an die ein Nerv herantritt, eine äußerst kleine ist.

Ferner, wenn ein Nerv überhaupt zu ihnen geht, so befolgt er dasselbe Verhalten wie die das gewöhnliche Epithel versorgenden Äste. Er tritt eben so wie diese in das Pigment und verzweigt sich dort, so dass nur einzelne, feinste Ausläufer den Leuchtorganen zukommen können.

Es ist also anzunehmen, dass die Leuchtorgane nicht specifisch innervirt werden, dass dies vielmehr von den allgemeinen Hautnerven geschieht.

Über die Entwicklung der Leuchtorgane während des embryonalen Lebens ist nach dem beim erwachsenen Thier schon erkannten Bau, dass die Basalmembran das Ganze umschließt, nichts Neues, nur eine Bestätigung zu erwarten.

Fig. 21 und 22 zeigen zwei Stadien, die erste ein sehr frühes, die zweite ein späteres, wo sich die Ausbildung schon sehr der beim erwachsenen Thier genähert hat.

Bei der Entwicklungsstufe, die in Fig. 21 festgehalten worden ist, ist das gewöhnliche Epithel 2,75 μ hoch, an der abgebildeten Stelle misst es 3,02 μ. Die Basalmembran ist also, wie sich auch ohne Maß konstatiren lässt, gegen die Cutis vorgewölbt; die Menge der Kerne hat gegen die der gewöhnlichen Epidermis zugenommen, beide sind von gleicher Größe. An den Seiten beginnen sich schon die Zellen in eine solche Richtung zu stellen, dass ihre Abkömmlinge die in der Mitte liegenden später überwuchern müssen. Ein Kern rechts und zwei links haben sich sogar in diesem Bestreben nach dem entstehenden Organ hin gekrümmt. Die ersten Ansammlungen von Pigment sind sowohl über als unter der Basalmembran als Einlagerungen gelb-grünlicher Körnchen zu konstatiren.

Den Abschluss des Epithels nach der freien Oberfläche bildet eine dünne, kontinuirliche Lage von Zellen mit langen schmalen Kernen.

Fig. 22 zeigt eine sehr viel höhere Entwicklungsstufe.

Es hat sich eine größere Menge von Zellen angesammelt und in die Tiefe gesenkt. Am Grunde sehen wir zwei von den mit einer Vacuole versehenen Leuchtzellen in der Bildung begriffen (*Lz*). In dem Kern der oberen Zelle sieht man deutlich auf jeder Seite eine napfförmige Vertiefung, die ich im optischen Durchschnitt wiedergegeben habe. Während bei dem Stadium von Fig. 21 noch große Bluträume unregelmäßig den ganzen äußeren Theil der Cutis einnehmen, beginnt sich auf Fig. 22 schon der schalenförmige Sinus zu bilden.

III. Funktion.

Was die Funktion unseres Organs anbelangt, könnte man an Verschiedenes denken. Es könnte ein Sinnesorgan oder eine Drüse sein und zwar entweder eine gewöhnliche Schleimdrüse oder eine modificirte, ein Leuchtorgan.

Es für ein Sinnesorgan zu erklären, ist unmöglich, weil keinerlei zur Perception von irgend welchen Sinneseindrücken geeigneten Zellen in ihm vorhanden sind und auch die Innervation dann eine reichere sein müsste, derart, dass zu jedem Organ ein Nervenstämmchen träte. Die Auffassung als Drüse ist die richtige. Es sind zweierlei Sekretzellen vorhanden, die Leucht- und Linsenzellen. Die Leuchtzellen könnte man für LEYDIG'sche, die Linsenzellen für gewöhnliche Becherzellen halten. Gegen beides spricht die Färbung des Sekrets, die keine Mucin-, sondern eine Eiweißreaktion darstellt.

Vielmehr muss man wohl beide als Modifikationen dieser Zellarten, das Ganze also für eine modificirte Drüse, für ein Leuchtorgan ansehen und dafür sprechen auch sonstige gewichtige Gründe. —

Spinax niger wurde zwar nicht im Leben beobachtet, wohl aber ein anderer Spinacide, *Squalus fulgens* (oder *Isistius brasiliensis* Q. G., oder *Leius ferox* Kner[1]) von G. BENNETT[2]. Dieser konstatirte an ihm eine lebhafte Phosphorescenz und zwar an denselben Körperstellen, an denen sich die fraglichen Organe von Spinax befinden.

Ich lasse seine Wahrnehmungen in wörtlicher Übersetzung folgen:

p. 100. »Als es dunkel geworden war, wurde der Fisch mit einem Netz gefangen. Er glich einem Pyrosoma und gab ein phosphorescirendes Licht von sich ....« Der Fisch wurde darauf in ein Aquarium gesetzt und darin bis zu seinem Tode, der drei Stunden nach dem Fang eintrat, beobachtet.

p. 257: »Die ganze untere Fläche des Körpers und des Kopfes[3] schickten ein lebhaftes, grünlich phosphorescirendes Licht aus, welches von dem Thier selbst ausging .... Als der Hai todt war, verschwand die Lichterscheinung vollständig vom Hinterleib und nach und nach von den vorderen Theilen .... Der einzige Theil, der nicht leuchtete, war ein schwarzer Ring an der Kehle[1]. Während die Unterseite der Brust- und Bauchflossen leuchteten, war ihre obere Seite mit Einschluss des oberen Lappens der Schwanzflosse in Dunkel gehüllt, eben so wie der Rücken und die Dorsalseite des Kopfes. Ich bin geneigt anzunehmen, dass diese Leuchtkraft des Haies auf einer besonderen Sekretion der Haut beruht. Mein erster Eindruck war, dass der Fisch vielleicht irgend welche phosphorescirenden Substanzen aus der See oder von den Netzen, mit welchen er gefangen, an sich haften habe, aber eine genauere Untersuchung bestätigte diesen Verdacht nicht, denn die Gleichmäßigkeit, mit welcher das Licht an bestimmten Stellen des Körpers und der Flossen seinen Sitz hatte, und das Nachlassen und Verschwinden bei der Annäherung und dem Eintritt des Todes ließen keinen Zweifel bei mir zurück, dass das Leuchten eine mit dem Leben und der Einrichtung des Thieres verbundene Fähigkeit sei.«

---

[1] Denkschr. der Wiener Akad. Math.-naturw. Klasse. Bd. XXIV. 1865. p. 10.

[2] Narrative of a Whaling Voyage round the globe. London 1840.

[3] Von mir, dem Verf., hervorgehoben.

So weit BENNETT.

Wie Fig. 2, 3, 4, 7*a*, 7*b* zeigen, ist die Vertheilung der Leuchtkraft über die Körperoberfläche bei *Squalus fulgens* völlig übereinstimmend mit der Verbreitung der in Rede stehenden Organe bei dem nahe verwandten *Spinax niger*.

Auf der Oberseite des Kopfes und der Flossen sowie auf dem Rücken hat zwar *Spinax* auch noch Organe, aber nur sehr wenige, die vielleicht bei *Squalus fulgens* ebenfalls vorhanden sind, deren Leuchten aber im Vergleich zu dem von der dicht gedrängten Menge von Organen an der Unterseite erzeugten Licht zu schwach war, um dem Beobachter aufzufallen.

Ferner stehen bei Spinax auf einem ventral nicht geschlossenen Ring vor den Brustflossen, der nur durch die Organe der Seitenlinie und des Rückenfirsts unterbrochen ist, keine Leuchtorgane, wie Fig. 2 und 3 zeigen.

Zum Überfluss erhielt Herr Prof. BLOCHMANN durch die Freundlichkeit Herrn Hofraths STEINDACHNER in Wien ein Stück der Bauchhaut dieses *Leius ferox*, an dem zwar das Epithel leider zum größten Theil fort war, das jedoch noch Reste von fast eben so wie bei *Spinax* gebauten Organen erkennen ließ.

Bei der nahen Verwandtschaft beider Thiere, bei der, wie wir gesehen haben, frappanten Übereinstimmung der Vertheilung der

---

[1] Von mir, dem Verf., hervorgehoben.

Phosphorescenz über den Körper bei *Leius ferox* mit der Anordnung unserer Organe bei *Spinax*, bei dem gänzlichen Mangel anderer Organe bei *Spinax*, die geeignet sein könnten, diesen Effekt hervorzurufen und endlich bei der Existenz von Organen mit ähnlichen Bestandtheilen bei *Squalus* ist es wohl zweifellos, dass die in Rede stehenden Gebilde von *Spinax* Leuchtorgane sind.

Auch die einzelnen Bestandtheile derselben lassen sich leicht in den Rahmen eines solchen einfügen. Die Leuchtzellen sind den leuchtenden Zellen der *Phyllirrhoe bucephala* zu vergleichen. Diese enthalten im konservirten Zustand ebenfalls eine große Vacuole mit geringen Mengen einer körnigen Substanz und ihr Protoplasma ist eben so wie das der Leuchtzellen mit kleinen Körnchen angefüllt[1].

Bei den *Pennatuliden*[2] sind ebenfalls helle Zellen mit körnigem Inhalt der Sitz des Leuchtens. LEYDIG[3] bildet eine Gruppe von Zellen vom Innenkörper eines augenähnlichen Organs von *Gonostoma denudatum* ab, die sehr den Leuchtzellen von *Spinax* gleichen. Er sagt p. 92 darüber: »Noch mag nicht unerwähnt bleiben, dass die Krümel und Körner in den Elementen des zelligen Körpers der augenähnlichen Organe gar wohl an die stark lichtbrechenden Gebilde im Hautsekret der Batrachier erinnern und also im Fall der wirklichen Lichtentwicklung (die LEYDIG bei seinen Organen auch nur vermuthet) gleich diesen der Sitz des Leuchtens sein könnten.«

Von *Hippopodius gleba*[4] ist festgestellt, dass dieser körnige Inhalt thatsächlich mit dem Leuchten etwas zu thun hat.

RAPHAEL DUBOIS sagt darüber auf p. 462 Folgendes:

»In Folge davon, dass auch Stücke von *Hippopodius gleba* auf einen Reiz hin zu leuchten anfingen, war es möglich, den Vorgang der plötzlichen Lichtentwicklung mikroskopisch zu beobachten. Es stellte sich heraus, dass im Moment der Reizung sich die Zellen, die vorher durchscheinend waren, trübten, indem das Protoplasma so die oben erwähnten Körner ausschied, wie sich in einer übersättigten Salzlösung bei einer Erschütterung die Krystalle bilden.«

Über die Natur des körnigen Inhalts stellte PANCERI[5] fest, dass es eine fettige Masse sei und LEYDIG[5] schließt sich ihm an, indem er sagt: »Wir sehen als wirklich leuchtende Substanz in allen jenen Fällen, die einer genauen histologischen Prüfung unterworfen sind, nur feinere oder gröbere Fetttheilchen; mögen dieselben nun entweder noch im Protoplasma der Zellen eingebettet liegen oder als Zellabscheidungen bereits die Grenze der Zellen oder des Thierkörpers verlassen haben.« Einmal ist diese Lehre schon von Rawitz[1] durchbrochen worden, der an *Pholas dactylus* feststellte, dass das leuchtende Sekret eine deutliche Mucinreaktion zeigte, d. h. sich mit Orange-Hämatoxylin blau färbte und auch ich glaube sie für die Körner der Leuchtzellen nicht acceptiren zu können, da sich diese mit Orange-G-Hämatoxylin gelb, mit Eosin-Hämatoxylin roth färben. Ich halte sie demnach für eine eiweißähnliche Substanz.

---

[1] PANCERI, Intorno alla luce che emana della Phyllirrhoe bucephala. 1872. — RAPHAEL DUBOIS, Leçons de physiologie génerale et comparée. Paris 1898.

[2] PANCERI, Gli organi luminosi e la luce delle Pennatule. 1871.

[3] LEYDIG, Die augenähnlichen Organe der Fische. Bonn 1881. Taf. II, Fig. 11.

[4] RAPHAEL DUBOIS, l. c. p. 52.

[5] l. c.

Was die Funktion der Linsenzellen anbelangt, so wäre es nicht direkt unmöglich, dass auch noch ihr Sekret Leuchtkraft besäße. Mit Sicherheit ließe sich ihre Thätigkeit nur am lebenden Thier feststellen, wir müssen uns vorläufig nur auf Vermuthungen beschränken.

Auf jeden Fall ist aber, wenn die Leuchtzellen Licht erzeugen, bei dem größten Theil der Organe eine ihrer Aufgaben die, dem Licht einen gangbareren Weg als durch das Epithel zu bieten. Wenigstens ist das Licht bei den meisten Organen gezwungen, durch sie hindurchzugehen. —

Denn wie ich schon oben aus einander gesetzt habe, strebt in der Peripherie der Organe das Pigment mächtig empor, während es die Achse, in der sich mit einer Ausnahme diese Zellen immer befinden, frei lässt (Fig. 8, 9, 10). Es werden also alle Strahlen, die nicht durch sie hindurchgehen, vom Pigment resorbirt.

Eine Ausnahme machen die Organe in der verdickten Epidermis der Schauzengegend. —

Hier sind die Verhältnisse für diese muthmaßliche Funktion am ungünstigsten. Oft sieht man zwar hohe geschlossene Säulen von Linsenzellen wie einen Lichtschacht zur Oberfläche ziehen, aber meistens sind entweder zwischen die oberen Etagen mehr oder weniger dicke Epidermisschichten eingeschoben oder sie stehen gar nicht senkrecht über einander.

Hier würde eben die massige Ausbildung der Leuchtzellen und die damit verknüpfte höhere Leuchtkraft vikariirend für die mangelhafte Stellung der Linsenzellen eintreten.

Am meisten geeignet für die Funktion, die ich ihnen zuschreibe, sind die Linsenzellen an den schief gestellten Organen des Rumpfes (Fig. 10).

Sie sind hier sehr eng an einander gelagert, so dass das Licht, nachdem es das hier sehr dünne Keimlager überschritten, nur durch Flüssigkeit und einige feine Membranen von dem den Fisch umspülenden Wasser getrennt ist.

Je mehr sie sich der Oberfläche nähern, um so größer werden sie, so dass sich das Licht nach außen hin ausbreiten kann.

Endlich halte ich es bei diesen letzteren Organen nicht für ausgeschlossen, dass durch die Einschaltung der Linsenzellen nicht nur eine Fortleitung, sondern auch eine Brechung des Lichtes beim Austritt ins Wasser erzielt wird.

Was die Stellung der Organe von *Spinax* in der Reihe der schon bekannten Leuchtorgane anbelangt, so stehen sie in so fern einzig da, als sie der Epidermis angehören; jedoch ist dies kein Grund, sie nicht als etwas den übrigen Homologes zu betrachten, da von diesen als drüsenähnlichen Organen zu vermuthen ist, dass sie vom Ektoderm abstammen, wie es auch DUBOIS[1] thatsächlich für die Organe von *Lampyris* und *Pyrophorus* festgestellt hat.

v. LENDENFELD[2] setzt die einfachen ocellaren Organe zu denen von *Pyrosoma*[3] in Beziehung und sieht in denen der *Phyllirrhoe* einen noch einfacheren Zustand. Aus den einfachen ocellaren Organen denkt er sich die höher organisirten entstanden. Die Organe der *Phyllirrhoe* bestehen aus einer Zelle, die von *Pyrosoma* aus einer Gruppe von Zellen und die einfachen ocellaren Organe aus vielen Gruppen, deren jede einen Tubulus bildet. Zu den letzteren ist auch das von USSOW[4] bei *Gonostoma denudatum* gefundene drüsenähnliche Gebilde zu rechnen.

Bei den ersteren beiden Arten bleibt das Sekret in den Zellen liegen, bei der dritten vereinigt es sich in einem centralen Hohlraum.

Zwischen diese beiden Gruppen müssen die pigmentlosen Organe von *Chauliodus Sloani*[5], die pigmentirten von *Spinax*, *Scopelus Rissoi*[6] und *Maurolicus*[6] gestellt werden. Auf der einen Seite stehen sie den Organen des *Pyrosoma* näher, in so fern eine Formirung der Zellen in Drüsenschläuche noch nicht stattgefunden hat und das Sekret an seinem Bildungsort liegen bleibt, auf der anderen Seite den einfachen ocellaren Organen in so fern, als schon eine Scheidung der Drüsenzellen von der nicht differenzirten Epidermis in Vorbereitung ist, wie bei *Spinax*, oder schon stattgefunden hat wie bei den übrigen.

---

[1] l. c.

[2] Biolog. Centralblatt. Bd. VII. 1887.

[3] PANCERI, Gli organi luminosi e la luce dei Pirosomi e delle foladi. 1872.

[4] Bulletin de la société des naturalistes de Moscou. 1879. Arbeiten der St. Petersburger Gesellschaft der Naturforscher. Bd. IV.

[5] LEYDIG, Archiv für Anat. u. Entwicklungsgesch. 1879.

[6] Bulletin de la société des naturalistes de Moscou. 1879. Arbeiten der St. Petersburger Gesellschaft der Naturforscher. Bd. IV.

Ich betrachte das Organ von *Spinax* als gleichsam auf einem embryonalen Drüsenstadium stehen geblieben.

Die Organe von *Spinax* haben zu den oben erwähnten pigmentlosen Organen von *Chauliodus Sloani* nahe Beziehungen.

Leydig[1] lässt sich folgendermaßen über sie vernehmen:

»Diese farblosen Organe liegen in der Lederhaut und .... haben das Aussehen geschlossener blasiger Gebilde, an welchen man die homogene Grenzhaut, Tunica propria, unterscheidet und einen zelligen Inhalt, welcher sich auch hier in eine centrale und peripherische Partie sondert. Die erstere besteht aus größeren rundlichen Zellen mit blasigem Nucleus ...... es sind vielleicht der Zahl nach 4—5 solcher Zellen, welche auch durch ihren Zusammenschluss in sehr bestimmter Weise eine Art Innenkörper erzeugen. Die peripherischen Zellen, wie zu einer Rinde geordnet, sind um Vieles kleiner und von Gestalt cylindrisch .... Ferner nehme ich wahr, dass jenseits der Grenzhaut sich um unseren Körper ein lichter Raum herumzieht, abgegrenzt innerhalb des Bindegewebes der Lederhaut. — Hierbei spannen sich einzelne feine Fädchen von der Wand des umgebenden Raumes herüber zur Grenzhaut des Organs, ungefähr so wie ähnliche Fäden in Lymphräumen, welche Blutgefäße einschließen oder wie auch im Herzbeutel der Fische und Amphibien solche Verbindungsbrücken sich treffen lassen.«

Der Innenkörper entspricht den Leuchtzellen, die peripherischen Zellen den umgebenden Palissadenzellen, die Tunica propria der Basalmembran und endlich der umgebende lichte Raum dem Blutsinus. In der That bieten Flächenschnitte durch die Haut von *Spinax* dieselben Bilder, wie sie Leydig von den in Rede stehenden Organen von *Chauliodus* giebt (Fig. 13). Hier liegt das Ganze in der Cutis und scheint auch zu ihr zu gehören.

Der einzige Unterschied ist das Fehlen von Pigment und die Lage in der Cutis bei *Chauliodus*. Ob der letztere Unterschied ein erheblicher ist, lässt sich ohne Kenntnis der Entwicklung der pigmentlosen Organe nicht sagen. Es muss jedoch wohl nach der Übereinstimmung im Bau eine gewisse Verwandtschaft zwischen den pigmentlosen Organen von *Chauliodus* und denen von *Spinax* angenommen werden.

---

[1] Archiv für Anatomie und Entwickelungsgeschichte. 1879. p. 376. Taf. XV. Fig. 8.

Ferner hat das Leuchtorgan von *Spinax* in so fern Beziehungen zu dem drüsenähnlichen Organ von *Scopelus Rissoi*[1], als auch bei diesem die Zellen in koncentrischen Kreisen angeordnet sind. Die von EMERY[2] bei *Scopelus* beschriebenen Organe scheinen mir keine Berührungspunkte mit denen von *Spinax* zu haben.

Endlich muss ich noch erwähnen, dass ich bei verschiedenen anderen Fischen nach ähnlichen Organen suchte, jedoch entweder nichts Derartiges fand oder daran scheiterte, dass das ganze Epithel verschwunden war.

Es wurden von Fischen aus der Sammlung des Instituts untersucht: *Stegostoma*, *Carcharias*, *Scyllium catulus*, *Pristiurus*, *Mustelus vulgaris*, *Crossorhinus*, *Zygaena malleus*, *Acanthias*, *Chimaera monstrosa.* Von FRITSCH in Prag erhielt ich Hautstücke von *Centrophorus granulosus*, *Chlamydoselache anguinea* und *Laemargus borealis.* Da dieser aber das Spiritusmaterial vor der Versendung getrocknet hatte und dieses hier erst in Wasser aufgeweicht werden musste, war das Epithel verloren gegangen.

Durch die freundliche Vermittelung Herrn Prof. BLOCHMANN's erhielt ich vom Hamburger Museum ein Stück Haut von *Scymnus lichia*, an dem jedoch leider auch kein Epithel mehr war, von der Zoologischen Station in Neapel Kopf- und Bauchhaut von *Pristiurus melanostomus* und *Mustelus laevis.* In beiden war nichts, was den Organen von *Spinax* ähnlich gesehen hätte, zu entdecken.

Nachtrag.

Als die vorliegende Arbeit schon im Drucke war, sandte mir Herr Prof. Dr. BLOCHMANN eine Notiz des Herrn Dr. THEODOR BEER, der, ohne von meiner Arbeit zu wissen, zu meiner Freude konstatirt hat, dass *Spinax niger* wirklich leuchte. Ich lasse sie mit seiner gütigen Erlaubnis wörtlich folgen:

Über das Leuchten von Spinax niger.

Als ich gelegentlich der Augenspiegeluntersuchung dieses Fisches, der in Tiefen von 300—3000 m vorkommt, und nur äußerst selten lebend in die Station gebracht wird, das Zimmer vollständig verdunkelte, fiel mir das Leuchten des Thieres auf.

---

[1] l. c. USSOW.

[2] Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. V. Leipzig 1884.

Das beobachtete Exemplar war 26 cm lang, hatte an zwei Stellen der Ventralseite Haut und Muskulatur durchsetzende Risswunden, schwamm und athmete aber noch ziemlich gut, machte, wenn man es ergriff, kräftige Abwehrbewegungen.

Das Leuchten des Thieres war, wie ich mehreren Herren demonstriren konnte, auf 3—4 m sichtbar, und ich zweifle nicht, dass es bei einem nicht moribunden Thier intensiver sein kann.

Die ganze Bauchseite des Thieres von der Schwanzflosse bis an das Maul erglomm in einem schwachen, grünlichen Schein, wie wenn sie schwach mit Phosphor oder einer Leuchtfarbe bestrichen gewesen wäre, doch mit dem Unterschied, dass das Leuchten in kurzen Intervallen verschwand, wieder zum Vorschein kam, beträchtlich intensiver wurde etc.

Durch mechanischen Reiz, Streichen mit dem Finger über die Bauchhaut, Kneipen der Bauchhaut, Beklopfen, konnte keine Veränderung des Leuchtens oder Nichtleuchtens hervorgerufen werden, hingegen schien elektrische Reizung (Drähte von der sekundären Spirale, Schlittenapparat, Stromstärke, welche direkte Muskelreizung bewirkte) Leuchten auszulösen.

Elektrische Reizung des Rückenmarks bewirkte an dem zuletzt moribunden Thier, das kein Licht mehr von sich gab, kein Aufleuchten.

Zool. Stat. Neapel, 31. Januar 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Präparate, bei denen nichts Besonderes dazu gesagt wurde, sind mit Orange-G-Hämatoxylin gefärbt. Alle Angaben über Vergrößerungen beziehen sich auf Zeiss'sche Instrumente.

Gemeinsame Bezeichnungen:

Blg, Blutgefäß;
Blk, Blutkörperchen;
Bm, Basalmembran;
Cl, Kloake;
Do, Dotterstock;
Hst, Hautstachel;
Leyd, Leydig'sche Zellen;
Lo, Leuchtorgane;
Lsz, Linsenzelle;
Lz, Leuchtzelle;
N, Nerv;
Na, Nasenöffnung;
Pgm, Pigment;
Plsz, Palissadenzellen;
Spr, Spritzloch.
R, Ring an der Kehle, nicht geschl., ohne Leuchtorg.;
Sekr, körniger Rückstand des Sekrets der Leuchtzellen;
Sk, Öffnung der Schleimkanäle;

Tafel X und XI.

Fig. 1. Oberflächenbild der Haut von Spinax in der Gegend der Seitenlinie. Lupenvergrößerung.

Fig. 2. Dorsalansicht des Embryos von 93,5 mm Länge. Die Punkte bedeuten Leuchtorgane. Die Organe an der Basis der Brust- und Bauchflossen sind etwas zu weit nach außen gezeichnet. Bei richtiger Perspektive wären sie vom Rumpf verdeckt. Nat. Größe.

Fig. 3. Derselbe Embryo, von der Seite gesehen. Nat. Größe.

Fig. 4. Derselbe Embryo, von der Ventralseite gesehen. Der Dottersack ist bis auf einen Stumpf abgeschnitten worden. Um das Doppelte vergrößert.

Fig. 5. Hautstachel mit umgebender Epidermis. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. E mit Apparat. Auf die Hälfte verkleinert.

Fig. 6. Kopf vom erwachsenen Spinax. Die hell gehaltenen Stellen sind von verdickter Epidermis bedeckt. Nat. Größe.

Fig. 7*a*. Schwanztheil mit Bauchflossen des 93,5 mm langen weiblichen Embryos. Vergr.

Fig. 7*b*. Bauchflossengegend eines männlichen Embryos. Vergr.

Fig. 8. Medianschnitt durch ein Leuchtorgan aus der verdickten Epidermis des Kopfes. Gezeichnet bei Oc. 2, Ölimm. 1/12. Apparat. Um die Hälfte verkleinert.

Fig. 9. Flächenschnitt der Haut eines erwachsenen Spinax in Höhe einer Linsenzelle. Oc. 2, Obj. 1/12.

Fig. 10. Organ von der Seite des Schwanzes. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. 1/12. Apparat. Um die Hälfte verkleinert.

Fig. 11. Organ aus der Haut von der Unterseite des Rostrums. Das Pigment ist zerstört. Die oberste Linsenzelle ist entleert. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. E mit Apparat. Junges Stadium der Linsenzellen.

Fig. 12. Organ von derselben Stelle wie Fig. 11. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. 1/12. Apparat.

Fig. 13. Flächenschnitt durch die Haut in Höhe der Leuchtzellen. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. E Apparat.

Fig. 14. Tangentialschnitt durch ein Organ in der verdickten Epidermis der Unterseite des Rostrums mit einem Nerv. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. E mit Apparat, das Epithel aus freier Hand ergänzt bei 1/12.

Fig. 15. Schnitt durch ein Organ an der Seite des Schwanzes mit einem Nerv. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. E mit Apparat.

Fig. 16. Schnitt durch ein Organ an der Unterseite des Rostrums mit einem Nerv. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. E mit Apparat.

Fig. 17. Schnitt durch das Epithel von eben daher wie in Fig. 1 mit einem Nerv. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. 1/12 mit Apparat.

Fig. 18. Osmiumsäure-Holzessig-Präparat. Schnitt durch die Bauchhaut eines Formolembryos mit Nerv. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. 1/12.

Fig. 19*a*, 19*b*. Auf einander folgende Schnitte durch die Bauchhaut eines Formolembryos von ungefähr 10 mm Länge. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. 1/12 mit Apparat.

Fig. 20*a*, 20*b*. Schnitte durch gewöhnliches Epithel von ebendaher wie in Fig. 16. Auf einander folgend. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. E mit Apparat.

Fig. 21. Schnitt durch die Haut eines Embryo. Länge unbekannt. Junges Stadium der Leuchtorgane. Nach einem Karminpräparat, das mit Orange-G nachzufärben versucht wurde. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. 1/12 mit Apparat.

Fig. 22. Älteres Stadium der Leuchtorgane aus der Bauchhaut eines Formolembryos von ungefähr 110 mm Länge. Gefärbt mit Hämatoxylin. Gezeichnet bei Oc. 2, Obj. E mit Apparat.

Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoïden.

Von

cand. rer. nat. **Paul Obst**
aus Berlin.

Mit Tafel XII—XIII und 5 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Einleitung.

Mit Untersuchungen über die Ei- und Samenbildung der Pulmonaten beschäftigt, erhielt ich bei Anwendung verschiedener Doppelfärbungen besonders klare Bilder von den eigenthümlichen, aus zweierlei Substanzen zusammengesetzten Nucleolen älterer und jüngerer Eier. Dieselben gaben die Veranlassung, der Entstehung dieser oft sonderbar gestalteten, zweitheiligen Nucleolen nachzuforschen und ihre Umbildung in den einzelnen Stadien der Eibildung zu verfolgen. Im Laufe der Untersuchung wurden dann noch andere Thierformen, vor Allem die Lamellibranchiaten, herangezogen, bei denen bekanntermaßen diese Zweitheiligkeit besonders stark ausgeprägt und schon von einer Reihe von Forschern genau beschrieben worden ist (BISCHOFF, v. HESSLING, LEYDIG, FLEMMING, STAUFFACHER, LIST u. a.). Weiterhin erschien es dann wünschenswerth, auch die Eier verschiedener Araneïnen in den Kreis der Betrachtungen zu ziehen, da sie in mancher Hinsicht ebenfalls ähnliche Verhältnisse aufweisen, nach anderer Richtung allerdings von den genannten Formen auch wieder abweichen. Es ist von entschiedenem Interesse, in zwei so weit von einander entfernten Thiergruppen diese in mancher Beziehung sehr stark übereinstimmenden Vorgänge sich abspielen zu sehen.

Es lag in meiner Absicht, nicht nur die im Folgenden geschilderten Vorgänge der Entstehung und Umbildung der Nucleolen in den Ovarialeiern zu verfolgen, sondern auch vor Allem die Umwandlungen zu studiren, welche die Nucleolen beim Übergang des Keimbläschens in die erste Richtungsspindel erfahren, um nachzuweisen, welches Schicksal die Nucleolen beim Eintritt in die Eireifung haben, bezw. welche Bedeutung ihnen zukommt. Leider waren meine Bemühungen nach dieser Richtung bisher nicht von großem Erfolg gekrönt. Es gelang mir nicht, die letzten Umbildungen bezw. die Auflösung der Nucleolen zu verfolgen, und nach meinen Erfahrungen muss ich annehmen, dass dieser Vorgang sich außerordentlich rasch vollzieht. Es ist auch bei den von mir untersuchten Formen nicht ganz leicht, sich gerade Eier in den betreffenden Stadien in genügender Menge zu verschaffen. Immerhin vermochte ich in einer Anzahl von Eiern auch nach ihrem Austritt aus der Zwitterdrüse (bei *Limax*) die Nucleolen neben der ersten Richtungsspindel noch nachzuweisen, wovon später die Rede sein wird.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Professor KORSCHELT für die liebenswürdige Anleitung bei diesen Untersuchungen meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Material und Methoden.

Die Untersuchungen wurden zunächst an zwei Pulmonaten, *Helix pomatia* und *Limax maximus*, sowie an einem Lamellibranchiaten, *Unio batavus*, angestellt und später durch Heranziehen einiger Araneïnen erweitert. Von Spinnen wurden untersucht: *Epeira diademata*, *Dolomedes fimbriatus*, *Tegenaria domestica* und *Drassus quadripunctatus*. Als Konservirungsmittel benutzte ich bei allen Objekten Sublimat, welches sich für meine Zwecke am brauchbarsten erwies. Andere Konservirungsmittel wie z. B. Chromosmiumessigsäure und Pikrinessigsäure hatten den Nachtheil, dass sie den gewünschten Kontrast der Farben im Präparat weniger stark hervortreten ließen, als dies bei Anwendung der Sublimatlösung der Fall war. Bevor ich die Tinktionsmethoden, welche von mir in Anwendung gebracht wurden, angebe, möchte ich bemerken, dass außer bei *Dol. fimbriatus* sämmtliche Schnitte mit Wasser auf die Objektträger geklebt wurden, um irgend welche Beeinflussung durch die Klebsubstanzen bei den Färbungen zu vermeiden. Die Anwendung von Säuren, wie sie bei bestimmten Färbungen zum Ausziehen des überschüssigen Farbstoffes stattfindet, wurde mit Absicht völlig vermieden, um die Beurtheilung der Wirkung der Farbstoffe auf die verschiedenen Substanzen der Nucleolen dadurch nicht zu erschweren. Hauptsächlich ging mein

Bestreben dahin, nur mit je einer Farbe der rothen und blauen Reihe möglichst bei allen vorgenannten Objekten differente Tinktionen zu erreichen; dies ist mir denn auch gelungen.

Die Kombination von Boraxkarmin-Hämatoxylin ergab zwar für die Nucleolen der älteren unreifen Eier von *Helix pomatia* eine differente, aber, wie es sich bald herausstellte, völlig unzuverlässige Färbung, während sie die Kernkörper der jüngsten und jüngeren Eier überhaupt nicht merklich vom Chromatin unterscheiden ließ. Aus diesen Gründen machte ich von der erwähnten Doppeltinktion bei den übrigen Objekten keinen Gebrauch.

Mit dem FLEMMING'schen Orangeverfahren konnte ich bei *Helix pomatia* keine brauchbaren Präparate erzielen, trotzdem die Dauer der Einwirkung von Safranin bezw. Gentianaviolett und Orange G bei den einzelnen Versuchen eine sehr verschiedene war.

Die BIONDI'sche Lösung, von welcher ich von vorn herein aus verschiedenen Gründen gute Resultate erwartete, lieferte mir solche doch nicht, wesshalb ich auf ihre Verwendung bald verzichtete. Eben so ungünstige Resultate für die jüngsten und jüngeren Eizellen lieferten Kombinationen der verschiedensten in geringerer oder stärkerer Koncentration angewandten Anilinfarbstoffe.

Weiter ist noch zu erwähnen, dass die HEIDENHAIN'sche Hämatoxylin-Eisenlackfärbung ohne Erfolg von mir versucht wurde. Allerdings habe ich mit derselben keine sehr weitgehenden Versuche unternommen, da mir eine andere, gleichzeitig mit dieser vorgenommene Doppeltinktion die gewünschten Resultate brachte.

Ich färbte nämlich mit Boraxkarmin vor, und zwar in toto 16—17 Stunden lang; auf die Schnitte ließ ich dann Solidgrün einwirken. Hierdurch erhielt ich bei den älteren Eiern ausgezeichnete Differenzirungen. Besonders bewährte sich sodann das Methylgrün, namentlich auch bei den jungen Eiern, an welchen die Färbung mit Solidgrün weniger günstige Resultate ergab. Man hat es bei dieser Färbemethode bequem in der Hand, durch Alkohol den einen Farbstoff bis zu einem gewissen Grade auszuziehen, während dem unbeschadet der andere im Präparate verbleibt. Die Differenzirungen waren bei allen Stadien am deutlichsten, wenn das Methylgrün, welches in stark verdünnter, wässeriger Lösung zur Verwendung gelangte, etwa nur drei Stunden einwirkte. Wurden die Schnitte in diesem Farbstoff länger belassen, so erhielt ich keinen so schönen Kontrast zwischen dem leuchtenden Roth und dem tiefen Blau.

Bemerken möchte ich noch, dass die Farben in den Abbildungen zumeist in den Nuancen der Präparate möglichst getreu dargestellt sind.

Litteraturübersicht.

Bekanntlich können in einem und demselben Kern neben einander Nucleolen von zweierlei verschiedener Substanz vorkommen. FLEMMING (16) unterscheidet z. B. verschiedenartige Nucleolensubstanzen in dem von ihm als Haupt- und Nebennucleolen bezeichneten Gebilden. Nach O. HERTWIG (31) giebt es Nucleïn- oder Chromatinnucleolen und Paranucleïn- oder Pyreninnucleolen. Beide Autoren heben jedoch hervor, dass in unreifen Eiern vielfach noch Kernkörper anzutreffen wären, welche deutlich eine Zusammensetzung aus Haupt- und Nebennucleolarsubstanz (FLEMMING), bezw. aus Nucleïn und Paranucleïn (O. HERTWIG) erkennen ließen. FROMMAN (22) führt drei Arten von Kernkörpern an, welche in ihrem Verhalten zu Farbstoffen und Reagentien different sind:

1) Nucleinnucleolen. Dieselben sind in den Eiern; zum großen Theil gehen sie aus Theilungen des Kernbandes hervor und verhalten sich Reagentien gegenüber, wie die Nucleïngerüste des Kernes.

2) Plastinnucleolen. Diese sollen durch Methylgrün nicht gefärbt werden.

3) Gemischte Kernkörper. In ihnen sind die konstituirenden Bestandtheile zu einem einzigen Körper verschmolzen oder Nucleïn und Plastin zu unterscheidbaren Portionen gesondert.

Es liegt hier nicht in meiner Absicht, auf die Angaben über das Vorkommen verschiedenartiger Nucleolen einzugehen, welche getrennt in den Kernen liegen, sondern ich möchte nur auf eine Reihe solcher Beobachtungen hinweisen, die mit den von mir im Folgenden zu behandelnden Erscheinungen eine gewisse Übereinstimmung zeigen und im Allgemeinen eine Zusammensetzung eines und desselben Nucleolus aus verschiedenen Substanzen erkennen lassen.

Eine derartige Zweitheiligkeit des Kernkörpers beobachtete WAGNER (67) an *Unio* und *Anodonta*. LACAZE-DUTHIERS (39), und BISCHOFF (8) bestätigten diese Angaben; letzterer behauptete, der Keimfleck bei den Najaden wäre Anfangs einfach und werde erst später zweifach. Nach v. HESSLING (32 u. 33) geht der doppelte Nucleolus durch Theilung aus dem einfachen hervor. LEYDIG (41) bemerkte an *Cyclas cornea* ebenfalls eine doppelte Zusammensetzung des Keimfleckes. CLAPARÈDE (13) erwähnte ebenfalls eine Duplicität des Nucleolus bei Regenwürmern, eine Erscheinung, die VEJDOVSKÝ und BERGH (7) später nicht auffanden. Ferner fand VEJDOVSKÝ (65), dass der Keimfleck besonders in jüngeren Eiern von *Sternaspis* wie mit einer dickeren, lichtbrechenden, homogenen Membran umgeben ist (cf. l. c. Taf. VII, Fig. 11 *b*, *c*). Diese Membran verdickt sich späterhin einseitig (l. c. Taf. VIII, Fig. 11 *d*) und erscheint schließlich als ein glänzendes Buckelchen (cf. l. c. Taf. VII, Fig. 11 *w*). Letzteres nahm bei Konservirung mit Chromsäure und Nachfärbung mit Pikrokarmin letzteren Farbstoff nicht auf und hob sich somit von der anderen Substanz des Nucleolus durch seine gelbe Färbung ab (l. c. Taf. VIII, Fig. 2, 3, 4, 11, 12 und 13).

HEUSCHER (34) berichtete über das Keimbläschen von *Proneomenia Sluiteri* Hubrecht, es enthielte einen großen, nach Behandlung mit Lithionkarmin wenig tingirten Nucleolus und zwei sehr intensiv gefärbte Nucleoli, von denen der eine den anderen an Größe meist vielfach überträfe.

Von FLEMMING wurden nachher darüber genauere Untersuchungen an *Anodonta* und *Unio* (15), sowie *Dreissensia polymorpha* (16) angestellt, deren Resultate mit den früheren Beobachtungen übereinstimmten; auch er bemerkte, dass am jungen Eierstocksei der Lamellibranchiaten die spätere Zweitheiligkeit des großen Keimfleckes noch nicht vorhanden sei. Auf seine Befunde werde ich später noch genauer einzugehen haben. FLEMMING fand auch im Ei eines Säugethieres (Kaninchen; 17) eine an obige Verhältnisse erinnernde »Zweibuckeligkeit« des Hauptnucleolus, nur in viel kleinerem Maßstabe.

O. HERTWIG (28 u. 29) beobachtete dann bei vielen anderen Thieren dasselbe Verhalten des Keimfleckes, so bei Medusen, Siphonophoren, Gastropoden (*Helix*), Lamellibranchiaten (*Anodonta* und *Tellina*), Asteroiden (*Asteracanthion*), Echinoiden (*Sphaerechinus*) und Ascidien (*Ascidia intestinalis*). Meistens liegen beide Substanzen neben einander und sind mit einander verbunden. Dies ist jedoch bei den Siphonophoren nicht der Fall. Dort umgiebt nämlich die eine Substanz die andere, hellere, wie eine centrale Partie vollständig. Bei *Ascidia intestinalis* ist auch die sich stärker färbende Substanz ring- oder halbmondförmig von der anderen eingeschlossen.

Der größere, blassere Abschnitt des Keimfleckes entspricht nun nach HERTWIG dem »Nuclein« (oder »Chromatin«), der kleinere, stärker tingirbare dem »Paranucleïn« (oder »Pyrenin«). OGATA's (50) Abbildungen Taf. VI, Fig. 3*a* und 3*b*, sodann RÜCKERT's (57) Fig. 2 und 3 auf Taf. XXI zeigen auch eine Zusammensetzung der Kernkörper aus zwei verschiedenen Substanzen.

STOLNIKOW (62) sah an einem oder beiden Polen der einen Substanz die andere kappenförmig aufsitzen, so Taf. I, Fig. 3 und 8, ferner Taf. II, Fig. 22. Verschiedene Nucleolen in den epithelialen Gebilden der Magenschleimhaut von Salamandern etc., *Triton*, Frosch, Kröte (auch Hund), stellte sodann LUCKJANOW (46) fest. Auf Taf. V, Fig. 2, Taf. VII, Fig. 32 und Taf. VIII, Fig. 41 und 44 sind die entsprechenden Kerne wiedergegeben.

LEYDIG (43, p. 379 ff.) hatte schon längst »gelegentlich der Beschreibung des Eies von diesem und jenem Thier angemerkt, dass der Keimfleck eine gewisse Zusammensetzung aus optisch verschiedenen Substanzen habe«. Er erwähnt bei dieser Gelegenheit einer Beobachtung an *Synapta* (42). Bei den Myriopoden begegnete LEYDIG (43) einer großen Mannigfaltigkeit der Keimflecke. Wenn das Keimbläschen nur einen einzigen, aber großen Keimfleck birgt, so sondert sich derselbe schon am lebenden Ei, besser noch bei Einwirkung von Reagentien, ganz unverkennbar in zweierlei Substanzen: in eine blasse Mittelpartie, welche dicht vacuolär werden kann, und dadurch für die oberflächliche Besichtigung ein körniges Aussehen erhält, und in eine äußere Partie von homogenem und geschichtetem Wesen. Fast noch klarer, wenn auch in etwas anderer Art, zeigt sich die Scheidung des Keimfleckes in eine Doppelsubstanz bei *Geophilus electricus* (cf. LEYDIG, l. c. Taf. XIII, Fig. 61 und 62). Hier besteht in jüngeren Eiern neben den blassen, kleinen Keimflecken eine große »Macula germinativa, die wie eine Kapsel von scharfem, zweilinigem Rand sich ausnimmt, wobei sich das blasse Innere in eine helle, homogene Randschicht und in eine äußerst feinkörnige Mitte scheidet.« Von Insekten untersuchte LEYDIG zunächst *Stenobothrus* (*pratorum* und *variabilis*) und fand, dass auch hier wieder die Substanz des Keimfleckes doppelter Art sei. »Die größere Anzahl der zu Klumpen oder walzig bogiger Masse verbundenen Keimflecke ist von blassem Wesen; daneben aber fallen auf — nicht in allen Eiern, aber doch häufig genug — Klumpen und Theile der wurstförmigen Masse, welche von dunklerem Aussehen sind und schärferer Berandung, dabei auch gewöhnlich mit Hohlräumen versehen.« HERMANN (27) konstatirte bei den Spermatoblasten der

Maus zweierlei Kernkörpersubstanzen, die verschieden zu einander gelagert sein können. Häufig scheint die eine Substanz in Form von zwei kleineren Kugeln, der anderen umfangreicheren an beiden Polen aufzusitzen, Verhältnisse, die ich bei meinen eigenen Untersuchungen noch zu erwähnen habe. Ähnliches zeigten auch die Kerne des Bindegewebes und Muskelzellen der Salamanderlarve, sowie Kerne von peripheren Glossopharyngeusganglienzellen des Kaninchens (cf l. c. Taf. III, Fig. 45, 54 und 24). Während HERMANN mit diesen Untersuchungen beschäftigt war, erschien eine Arbeit von SANFELICE (58), in welcher dieser in einer Zellform, die er als »Cellule germinale« bezeichnet, die nämlichen Elemente antraf, wie sie oben von den Spermatoblastenkernen beschrieben wurden. HERMANN sieht in denselben eine Bestätigung seiner Beobachtungen, und zwar nicht nur für die Maus, sondern eine ganze Reihe von Vertebraten (Maulwurf, Katze, Hund, Kaninchen, Igel, Hahn, Eidechse, Frosch und *Raja asterias*), wenngleich SANFELICE den beschriebenen Gebilden eine andere Deutung zukommen lässt.

LÖNNBERG (45) fügte nach eigenen Beobachtungen bei *Tellina* denen O. HERTWIG's hinzu, dass zwei Arten von Nucleolen vorhanden sind: »bald neben einander und mit einander vereinigt oder sogar die eine die andere ringförmig umgebend, bald völlig von einander getrennt«. Bei *Doris proxima* fand Verf. auch zwei Nucleolsubstanzen im Eikern, und zwar so, dass eine sich stärker färbende Kugel in eine größere, etwas hellere hineingesenkt war, und so den Nucleolus darstellten, obschon dies nicht immer deutlich war.

In den Einucleolen von *Mytilus* liegt oft eine (oder bisweilen zwei) große, hellere Kugeln in der Mitte oder ein wenig excentrisch, aber von der sich stärker tingirenden Substanz vollständig umschlossen; LÖNNBERG lässt in diesem Falle die Möglichkeit offen, dass es sich um eine Vacuole handeln könne.

Bei *Aeolidia papillosa* erhielt LÖNNBERG ähnliche Bilder, wie sie FLEMMING von *Unio* abgebildet hat, nur mit dem Unterschiede, dass beide Kugeln hier beinahe gleich groß sind, und die blasse in der gefärbten eingesenkt liegt, bei *Unio* umgekehrt. Diese Schilderung betrifft nur die größeren Eizellen; die jungen besaßen nur einen einfachen, stark tingirbaren Nucleolus. Von ganz außerordentlicher Deutlichkeit treten nach LÖNNBERG in einer Art von Leberzellen bei *Doris proxima* beide Substanzen in Nucleolenform hervor, ferner in der Leber von *Polycera ocellata*. Bei der *Aeolidia papillosa* ist dieser Doppelbau der Nucleolen freilich auch vorhanden, aber bei Weitem nicht so deutlich und nicht so konstant, wie bei *Doris proxima*. Bei diesem Objekt enthielt der Kern immer zwei verschiedene Kernkörper. Der eine von diesen ist ganz kugelrund, stark lichtbrechend und glänzend; er muss als eigentlicher Nucleolus aufgefasst werden. Der andere ist blasser und größer, seine Gestalt ist bald rundlich, bald länglich, bohnenförmig, also mehr unregelmäßig; diesen möchte Verf. als Nebennucleolus bezeichnen. Die Lage beider ist auch wechselnd, indem sie bald ganz neben einander liegen (oder sogar der Nucleolus in den Nebennucleolus hineingesenkt), bald völlig getrennt sind. Aus der von LÖNNBERG in Fig. 5*a* gegebenen Abbildung geht hervor, dass die eine Substanz der anderen nicht immer an ihrem Pole, sondern auch an ihrer Mitte angeschmiegt sein kann.

FRENZEL (21), der über Amitose in der Mitteldarmdrüse von *Astacus fluviatilis* Untersuchungen anstellte, giebt mehrere Abbildungen, an denen ebenfalls eine gewisse Zweitheiligkeit des Kernkörpers durch Aneinanderlagerung zweier verschiedener Nucleolensubstanzen zu bemerken ist, wenngleich er sich darüber nicht äußert, da ihn diese Verhältnisse nicht interessiren. Ich möchte nur (l. c.) auf Taf. XXV, Fig. 3, 4, 13, 21 und 22, ferner auf Taf. XXVI, Fig. 10 verweisen.

Hierher gehört auch eine Beobachtung von WAGNER (68), der im Keimbläschen von *Melolontha vulgaris* in der Regel einen größeren, feinkörnigen, mit kleinen runden, glänzenden, zerstreuten Körnchen versehenen Kernkörper, und neben diesem einen um Vieles kleineren Nucleolus (cf. l. c. Taf. II, Fig. *A* und *C*) auffand.

Einige von VAN BEMMELEN (4, Taf. VI, Fig. 1) abgebildete Nucleolen der Eier von Brachiopoden zeigen offenbar eine Zusammensetzung aus zwei Nucleolsubstanzen.

HAECKER (23) erhielt interessante Befunde, als er die verschiedenen Stadien des Eierstockeies bei *Cyclops brevicornis* untersuchte. Er erinnert daran, dass in morphologischer Hinsicht die Keimbläschen der Eier gewissermaßen in drei Typen auftreten:

Im Lamellibranchiatentypus setzt sich der Hauptnucleolus vielfach aus zwei Substanzen zusammen, nämlich aus Haupt- und Nebennucleolarsubstanz. Bei dem Echinodermentypus ist nur ein einziger großer, indifferenter Keimfleck vorhanden. »Allerdings können sich neben demselben namentlich gegen Schluss des Keimbläschenstadiums, noch einzelne kleinere nucleoläre Bläschen einstellen, aber der in der Einzahl vorhandene Hauptnucleolus tritt stets in unzweideutig typischer Weise in den Vordergrund.« Bei dem Vertebratentypus endlich herrschen multinucleoläre Zustände vor.

Verfasser fand nun, dass während der Entwicklung der unreifen Eier von *Cyclops brevicornis* alle drei Typen vorkämen. So enthielten die jüngsten Keimbläschen (cf. l. c. Taf. XXVII, Fig. 3 *WphI*) nur einen einfachen Keimfleck, der im Sinne HERTWIG's als Hauptnucleolus aufzufassen wäre; in einem nur wenig späteren Stadium zeigten sich sodann Nebennucleolen. Dabei könnte man häufig bemerken, wie der Hauptnucleolus einem Nebennucleolus kappenförmig aufsitze (l. c. Taf. XXVII, Fig. 4). Auch bei *Canthocamptus* (25) treten gegen Ende der Eireifung, wenn die Verdichtung des Chromatins ihren Höhepunkt zu erreichen beginnt, neben dem verkleinerten Hauptnucleolus mehrere, sich meist weniger intensiv färbende Nebennucleolen auf. Diese Substanzverschiedenheiten vergleicht HAECKER vom rein morphologischen Standpunkte aus mit den von FLEMMING im Ei der Lamellibranchiaten konstatirten differenten Keimflecksubstanzen. STAUFFACHER (60) bemerkte an *Cyclas cornea* eine Zusammensetzung des Kernkörpers aus zwei Substanzen. Es war ihm unmöglich über die Bildung des doppelten Nucleolus aus dem einfachen (l. c. cf. Fig. 2) Aufschluss zu erlangen. Später lösen sich die beiden Theile gelegentlich ab und liegen dann getrennt (Fig. 8). Mit Hämalaun färbten sich beide Partieen gleich tiefblau. Mit Boraxkarmin war der kleinere Theil bedeutend stärker tingirt (Fig. 4, 6*b*, 7 und 8). In einigen Fällen war der Hauptnucleolus sogar dreitheilig (cf. Fig. 7).

Mit obigen Befunden STAUFFACHER's vergleicht WILSON (71) die Zweitheiligkeit des Keimfleckes bei *Nereïs*. FOL (20, Pl. VIII, Fig. 20 und 21) und LACAZE-DUTHIERS (40) erwähnen ebenfalls zwei verschiedene Substanzen am Keimfleck von *Dentalium*. FLODERUS (18) hat in neuerer Zeit bei Ascidieneiern den Substanzverschiedenheiten der Nucleolen seine Aufmerksamkeit zugewandt. Nach ihm ist der große Kernkörper bei *Ciona intestinalis* nur selten homogen und dann zumeist nur in den jüngsten Eiern. Gewöhnlich weist er zwei verschiedene Bestandtheile auf. Am umfangreichsten ist eine stärker lichtbrechende Substanz, von welcher die andere blassere, vacuolenähnliche entweder vollständig eingeschlossen oder wenigstens zum größten Theil begrenzt wird (cf. l. c. Taf. X, Fig. 13). Bei Doppelfärbung mit Safranin-Gentianaviolett wird die Hauptmasse des Nucleolus von Safranin stark gefärbt. Was die Beschaffenheit der anderen Partie betrifft, so möchte Verfasser der Ansicht sein, es handle sich hier um eine Vacuole. Auch STEPANOFF (61, p. 212) ist geneigt, diese Bildungen bei *Ciona intestinalis* für Vacuolen anzusprechen. Die in konservirtem Material befindlichen zahlreichen vacuolenähnlichen Gebilde (l. c. Taf. X, Fig. 14) hält FLODERUS für Kunstprodukte, die besonders durch die Wasser entziehende Wirkung des Alkohols hervorgerufen wurden. Er theilt in dieser Hinsicht die Meinung FOL's (19, p. 93). v. BENEDEN (5) fand in Eiern von *Ascaris megalocephala* außer einem großen Nucleolus einen, zwei, manchmal auch drei Nucleolen, welche von geringerer Größe und weniger lichtbrechend waren als jener.

WOLTERECK (72) beobachtete in den Keimbläschen von Ostracoden-Eiern Nucleolen, welche hauptsächlich in drei verschiedenen Arten auftraten, nämlich:

1) Kugel-(Brocken)Nucleolen,
2) wurstförmige Nucleolen, und
3) Nucleolen in Form von zahllosen kleinsten Körnchen oder Bläschen.

Diese drei Arten Kernkörper waren in zwei Modifikationen vertreten:

a) massiv, und
b) vacuolenhaltig bis blasig.

Ich erwähne die verschiedenen Formen der Kernkörper mit ihren Modifikationen desswegen ausführlicher, weil WOLTERECK außer diesen Nucleolen im Keimbläschen noch ein Gebilde in Gestalt eines stets glashellen, scharf kontourirten Bläschens (= Vesicula vitrea) antraf, welches, abgesehen von seiner Konstanz, bezüglich seiner Gegenwart noch dadurch charakterisirt ist, dass es der Kernwand anliegend in der Einzahl auftrat (cf. l. c. Fig. 5, 7, 10, 14—17). Ob dieses »Bläschen« einen Nucleolus vorstellt oder nicht, entzieht sich meiner Beurtheilung. v. LA VALETTE ST. GEORGE (64) bildete auf Taf. IV in Fig. 1 ein Keimbläschen einer Libellenlarve ab, welches deutlich zwei Nucleolen von verschiedener Natur erkennen lässt.

Sodann hat LIST (44) an den Eiern verschiedener Objekte diesbezügliche eingehende Untersuchungen angestellt. Er bediente sich im Gegensatz zu den bis jetzt erwähnten Autoren nicht der gewöhnlich zu Doppelfärbungen gebräuchlichen Tinktionsmittel, sondern gelangte durch chemische Reaktionen, die ich hier nicht anführen möchte, zu seinen Resultaten. LIST kam an der Hand seiner Beobachtungen zu dem Ergebnis, die Nucleolarsubstanzen stellten ganz im Allgemeinen nach ihrem chemischen Verhalten »drei verschiedene Gebilde dar, von denen jedes wahrscheinlich wieder eine eigene komplicirte chemische Zusammensetzung besitze«. Auf seine Befunde an den Ovarialeiern verschiedenen Alters von *Mytilus gallo-provincialis*, sowie *Pholas dactylus* und *Sphaerechinus granularis* werde ich ebenfalls erst an anderer Stelle zurückkommen. In allen diesen Eiern fand er Haupt- und Nebennucleolarsubstanz vor. Vorwegnehmen möchte ich jedoch seine an unreifen Eiern von *Pristiurus melanostomus* gemachten Beobachtungen, da bei den Wirbelthieren die Verhältnisse wesentlich anders liegen, und ich selbst an Vertretern dieses Typus keine Untersuchungen angestellt habe. Es ergab sich für *Pristiurus* die interessante Thatsache, dass das Keimbläschen keine Haupt-, sondern nur Nebennucleolarsubstanz enthält (cf. l. c. Taf. XXII, Fig. 21—24). Auch seine Befunde von den Echinodermen möchte ich noch gleich hier erledigen (cf. l. c. Fig. 27 bis 29). Dort tritt die nach seinen Ergebnissen als Nebenucleolarsubstanz geltende Masse ganz in den Vordergrund. Hierin befindet er sich mit HAECKER (24) im Widerspruch; leider habe ich Echinodermen noch nicht nach dieser Richtung hin studirt.

BRAEM (11) studirte bei *Plumatella fungosa* Umbildungen des Keimfleckes. Er beobachtete, dass der Kernkörper des älteren Eies bis zu einem gewissen Stadium in Kugelform auftrat. Diese Gestaltung konnte als Regel gelten. BRAEM sah jedoch, dass dieser Kernkörper sich später ausnahmslos »hühnereiförmig« verlängerte, womit gleichzeitig eine Differenzirung seiner Substanz Hand in Hand ging. Weiter sagt BRAEM darüber: »Zuweilen ist der Gegensatz der beiden Nucleolhälften lediglich in der verschiedenen Färbbarkeit derselben ausgesprochen. In anderen Fällen wird er durch eine Einschnürung bezeichnet, die den Nucleolus in einen größeren, dunkelen und einen kleineren, hellen Abschnitt zerlegt« (cf. l. c. Fig. 61 α und β). Eine Dreitheiligkeit des Nucleolus hat er nur selten aufgefunden. Verfasser weist auf v. SIEBOLD (59), DAVENPORT (14), und REINHARD (54) hin, die bereits Ähnliches konstatirten. Der Keimfleck von *Fredericiella* ist nach BRAEM eben so gebildet, wie bei *Plumatella*.

Bei *Eusyllis* beobachtete MALAQUIN (47, p. 381) zwei substantiell verschiedene Kernkörper, die in der heranreifenden Eizelle bald vereinigt, bald von einander getrennt vorkamen. In den älteren Stadien zog sich die »Hauptpartie« des Nucleolus »zackenförmig« aus.

Endlich ist eine Zusammensetzung des Kernkörpers aus zwei verschiedenen Substanzen noch von MICHEL (49) bei *Nephthys* gesehen worden, welche in der mannigfaltigsten Weise variirt und den Befunden von LIST (l. c.) ähneln soll. In der Note MICHEL's sind noch einige Autoren erwähnt, so GIARD und ROUZAUD, welche ebenfalls die oben geschilderten Verhältnisse an ihren Objekten beobachteten.

Helix pomatia.

Ehe ich die weitere Ausbildung derjenigen Zellen bei *Helix pomatia* beschreibe, welche ohne Zweifel als die jüngsten Eier anzusprechen sind, muss ich mit einigen Worten auf die Spermatogenese eingehen, um die einzelnen Zellenarten, welche sich in den Follikeln neben einander vorfinden, zu charakterisiren, da bekanntlich die Pulmonaten in ihrer Keimdrüse beiderlei Geschlechtsprodukte ohne bestimmte Anordnung neben einander hervorbringen. Im Übrigen möchte ich auf die Arbeiten von PLATNER (52), v. LA VALETTE ST. GEORGE (63), ZIMMERMANN (73) und Anderen, die sich ausführlich hiermit beschäftigten, verweisen. Die Nomenklatur, deren ich mich hierbei bediene, ist dieselbe, wie sie PLATNER (52) nach v. LA VALETTE ST. GEORGE (63) und VOIGT (66) angewandt haben.

1) Sexualzellen — Geschlechtszellen,
2) Spermatogonien — Stammsamenzellen,
3) Spermatocyten — Samenvermehrungszellen,

4) Spermatiden — Samenausbildungszellen, und
5) Spermatosomen — Samenkörper.

Die Sexualzellen, die nach Platner einen stark tingirbaren, homogenen Kern von unregelmäßiger Gestalt besitzen, habe ich nicht vorgefunden, ein Umstand, der leicht erklärlich ist, da mir nur Schnitte durch Drüsen auf der Höhe der Entwicklung vorlagen. Dagegen bemerkte ich zahlreiche kleine Zellen, deren Kern eine körnige Chromatinstruktur aufwies; sie entsprachen offenbar den Sexualzellen, die sich nach Platner durch die körnige Struktur des Kernes schon etwas in der Entwicklung vorgeschritten zeigten. Aus diesen Zellen können nun verschiedene Elemente hervorgehen, von denen uns nur die Spermatogonien und die Oogonien interessiren. Letztere bezeichnet Platner als Primitiveier, im Gegensatz zu den älteren definitiven Eiern. Ich möchte sie jedoch Oogonien nennen und die Bezeichnung »Eier« vermeiden, denn diese Zellen sind eben noch keine eigentlichen Eier; sie theilen sich nämlich in diesem Stadium noch, was jene nicht thun, abgesehen von den sich bei den Reifungs- und Befruchtungsvorgängen abspielenden Theilungen. Erst aus den Theilprodukten dieser Oogonien gehen Eier im wirklichen Sinne hervor. In welcher Weise nun die Umbildung der erwähnten Sexualzellen in Spermatogonien und Oogonien stattfindet, habe ich nicht weiter verfolgt.

Die Spermatogonien zeigen einen großen, fein gekörnelten Kern, seltener mit einem, meistens mit zwei bis drei Kernkörpern. Diese Zellen liegen gewöhnlich im Centrum des Follikels und machen eine oder mehrere Theilungen durch, wie dies viele Knäuelstadien und mitotische Figuren anzeigen; sodann werden sie zu Spermatocyten.

Als Spermatocyten spreche ich Zellen an, die in Folge der stattgehabten Theilungen kleiner sind als die Spermatogonien. Wie Platner bereits hervorhebt, trifft man sie gewöhnlich nur im Knäuelstadium an, nicht im Ruhezustande, ein Umstand, der durch die jetzt zahlreichen, rasch auf einander folgenden Theilungen zu erklären ist. Aus den Spermatocyten gehen nach der letzten Theilung die Spermatiden hervor. Letztere haben einen kleinen, gekörnelten Kern, welcher von einem verhältnismäßig breiten Saum von Protoplasma umgeben ist. Die Weiterentwicklung der Spermatiden verläuft nun folgendermaßen.

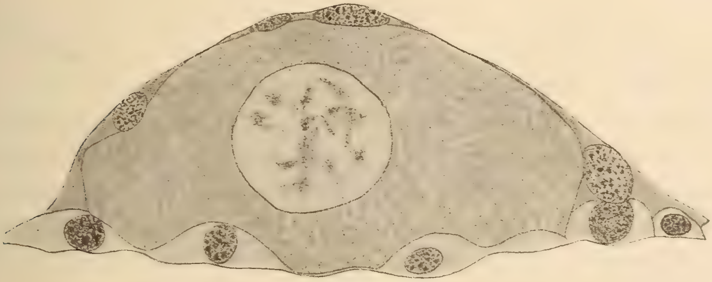
Der Kern, der bisher central im Plasma ruhte, nimmt allmählich eine periphere Lage ein, und man bemerkt, dass sich plötzlich an einer Stelle des Kernes eine homogene, sich stark färbende Partie bildet, welche immer größer wird und schließlich eine etwa bohnenförmige Gestalt annimmt. Inzwischen schwindet die gekörnelte Partie immer mehr, und der homogene Theil im Kerne, welcher unterdessen bedeutend größer geworden ist, bleibt zuletzt allein übrig: Er bedeutet die Anlage des Spermatosomenkopfes. Es hat sich, wie schon Platner beschrieb, aus dem gekörnelten Kern ein neuer, intensiv färbbarer gebildet; letzterer ist dabei aus dem Centrum der Zelle an eine Seite derselben gerückt, und zwar in der Weise, dass der Zellleib dabei eine Längsstreckung erfahren hat.

Die besprochenen männlichen Zellen weisen starke Differenzen ihrer Färbung auf. Diejenigen Kerne, welche in ihrer Ausbildung zu Spermatozoenköpfen am weitesten fortgeschritten sind, zeigen die stärkste Verwandtschaft zu den blauen Farbstoffen. Je mehr sie jedoch in ihrer Ausbildung zurück sind, desto deutlicher ist eine Neigung zur Erythrophilie zu bemerken. Die

Farbentöne der in Betracht kommenden Kerne sind im Laufe der fortschreitenden Entwicklung zuerst roth, sodann schwach violett, schließlich blau und am Ende grünblau, ja fast rein grün. Diese Angaben beziehen sich auf die Färbung mit Boraxkarmin und Methylgrün, welche Farbstoffe man in der rothen und blauen Reihe untergebracht hat. Ohne auf diese Verhältnisse großen Werth zu legen, möchte ich doch auf sie hinweisen, weil diese bei meinen Untersuchungen nebenbei erzielten Färbungen eine prachtvolle und höchst typische Differenzirung der heranreifenden Spermatozoenköpfe aufwiesen.

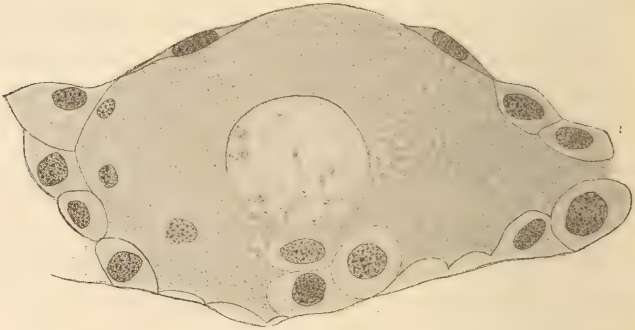
Die Eibildung geht in der Weise vor sich, dass die Oogonien zu beträchtlicher Größe heranwachsen. Sehr bald, vermuthlich schon nach einmaliger Theilung, da man sie zumeist im Knäuelstadium findet, werden sie zu den eigentlichen Eiern, nach PLATNER definitiven Eiern.

Ehe ich auf die Verhältnisse des Kernes eingehe, möchte ich auf ein Verhalten der sich bildenden Eier zu sprechen kommen, welches auch schon von PLATNER (53) beobachtet wurde. Die wandständigen Eier von mittlerer Größe zeigen sich nach dem Inneren der Zwitterdrüse zu von flachen Zellen umgeben, so dass ein Follikel zu Stande kommt (Fig. I und II). Die Zellen dieses Follikels, welche die Wand der Zwitterdrüse begrenzen, erscheinen größer als die anderen und sind mit einem umfangreichen, hellen Protoplasmakörper versehen (Fig. I). Man findet diese wandständigen Zellen häufig unregelmäßig gelagert und im Begriff, in den Eikörper hineinzurücken. Hier scheinen sie einem Auflösungsprocess zu verfallen, denn alsbald wird ihre Begrenzung undeutlich (Fig. II). Wohl sieht man noch den Umfang ihres Zellkörpers, aber allmählich schwindet dieser, und nun bemerkt man nur den Kern im Protoplasma der Eizelle (Fig. II). Es sind dies jedenfalls dieselben Zellen, welche PLATNER bereits als Nährzellen angesprochen hat, und die er im Eikörper aufgehen ließ. Ich konnte beobachten, dass die Membran des Keim-



Textfig. I.

bläschens nach der Seite, wo die Nährzellen lagen, undeutlich erschien und gegen das Protoplasma verschwand (Fig. II). Man muss dieses Verhalten wohl dadurch erklären, dass es sich um eine an dieser Stelle stattfindende Wechselwirkung zwischen Kern und Zellplasma und vielleicht also um eine Betheiligung des Kernes an der aufnehmenden Thätigkeit der Zelle handelt, wie sie von KORSCHELT (36) in einer größeren Anzahl von Fällen beschrieben worden und seitdem von verschiedenen Autoren bestätigt worden ist. Zur Erläuterung der beiden beistehenden Textfiguren (I und II) füge ich hinzu, dass die nach unten gerichtete Seite der Außenwand der Zwitterdrüse entspricht. Den Epithelzellen liegen nach außen flachere, an der gezeichneten Partie nicht vorhandene Zellen an, welche eine äußere, zellige Hülle der Zwitterdrüse bilden.



Textfig. II.

Die jungen Eizellen unterscheiden sich von den Oogonien zunächst durch ihre periphere Lage, sowie durch ihren ganzen Habitus, der sich etwa folgendermaßen darstellen lässt. Der Kern stellt sich als ein deutliches, großes Keimbläschen dar, welches von einer scharf kontourirten Membran umgeben ist. Im Keimbläschen befinden sich gewöhnlich ein, selten mehrere kleine Keimflecke. Ein Hauptkriterium jedoch für die Erkenntnis der allerjüngsten Eier scheint mir das im Keimbläschen stets wandständig gelagerte und zu Klumpen geballte Chromatin zu sein; diese Chromatinpartikel stehen an Größe den Keimflecken wenig oder gar nicht nach. Aus Fig. 1 sind diese Verhältnisse deutlich zu erkennen. Das Keimbläschen füllt fast die ganze Zelle aus; es erscheint ein wenig heller, als das umgebende Plasma und zeigt in seinem Inneren eine Menge unregelmäßiger, sich intensiv roth tingirender Chromatinbröckchen, die in der Hauptsache wandständig sind, wie oben erwähnt, d. h. an der Membran des

Keimbläschens liegen. Zwischen diesen fallen oft etwas größere, manches Mal nur eben so große Körnchen, wie die rothen Chromatinklümpchen, durch ihre Blaufärbung auf. Richtiger gesagt haben sie die blaue Farbe beibehalten, da mit letzterer die Nachfärbung erfolgte. Dies sind die Keimflecke. Ihre Anzahl ist, wie schon oben bemerkt wurde, unbestimmt. Die beiden verschieden tingirten Substanzen unterscheiden sich außerdem noch durch die äußere Form, in der sie auftreten. Die blaugefärbten Partikel sind stets mehr oder weniger deutlich scharf abgerundet, während die anderen unregelmäßig geformte Klümpchen darstellen.

Zunächst glaubte ich, dass beide Substanzen sich nur zufällig tinktionell nicht gleich verhielten; hierin wurde ich noch bestärkt, da die Anzahl der blaugefärbten Körper äußerst schwankend ist. Bald konnte ich mich jedoch davon überzeugen, dass beide Klümpchen ihrem Färbungsvermögen nach, also auch wohl substantiell von einander verschieden sein mussten, da alle derartigen Eistadien stets diese beiden Körner im Keimbläschen aufwiesen.

Woher diese blau reagirenden Bröckchen, die Keimflecke, wie wir sie bezeichnen müssen, kommen, habe ich am konservirten Material mit Sicherheit nicht ermitteln können. Sie sind bereits in den Spiremstadien der Oogonien aufzufinden, wo sie ebenfalls durch ihre schöne, lichtblaue Farbe im Gegensatz zu dem rothen Fadenwerk auffallen. Einige Male schien es mir, als ob die kleinen, cyanophilen Keimflecke aus allerkleinsten, eben solchen Körnchen zusammengesetzt waren. Die Vermuthung liegt nahe, dass in irgend einer Weise die kleinen, erythrophilen Chromatinklümpchen chemisch zu einer anderen Substanz umgewandelt werden, ein Vorgang, der höchst wahrscheinlich äußerst rasch von statten geht und desshalb auf tinktionellem Wege nicht nachgewiesen werden kann. Es kommt hinzu, dass die differente Färbung der kleinsten chromatischen Partikelchen bei sehr starker Vergrößerung (Zeiss, Oc. 4. Homog. Imm. 1,30, Ap. 2 mm) äußerst schwer für das Auge zu erkennen ist. So ist es z. B. bei den in Fig. 2 und 3 abgebildeten jüngsten Eiern sehr schwer zu entscheiden, ob letztere bloß einen Keimfleck oder deren mehrere besitzen. Wenn hier wirklich noch einige Kernkörper vorhanden waren, so hatten sie denselben Umfang, wie die rothen Chromatinbrocken. Ein derartiges Größenverhältnis des Keimfleckes zum Chromatin liegt auch in der Fig. 1 (im oberen Ei) vor.

Bei einem in der Entwicklung um ein Weniges vorgeschrittenen Ei hat sich das rothe Chromatin seiner Hauptmasse nach noch mehr peripher gelagert. Der Keimfleck ist, wie wir in Fig. 4 sehen, bereits etwas größer geworden; ein zweiter liegt ihm an, um mit jenem später zu verschmelzen. Dasselbe ist bei einem Ei der Fall, welches in Fig. 5 abgebildet ist. Hier hat sich jedoch das periphere Chromatin bereits fein vertheilt; dies zeigt auch Fig. 6, nur noch in viel ausgesprochenerem Maße; man findet es hier und in den darauf folgenden Stadien nicht mehr in solchen Klumpen, wie die vorigen Figuren erkennen ließen. An Masse hat die cyanophile Substanz hier bereits zugenommen; außerdem sehen wir noch einen sehr kleinen Keimfleck in Bildung begriffen. Selbstverständlich wird bei der weiteren Ausbildung des Eies das umgebende Plasma immer mächtiger an Ausdehnung. Was sein tinktionelles Verhalten betrifft, so möchte ich noch erwähnen, dass das Plasma der Stadien von Fig. 1—7 sich außerordentlich intensiv roth färbt, während es später allmählich weniger Farbstoff in sich aufnimmt.

Fig. 7 zeigt nun thatsächlich eine Verschmelzung zweier Keimflecke, welche noch nicht ganz beendet ist. Diesem Umstande ist es zuzuschreiben, dass der neue Keimfleck eine längliche Gestalt hat. Bemerkenswerth ist dabei die Anwesenheit von Vacuolen, die auf eine vielleicht zähflüssige oder plastische Beschaffenheit beider Kernkörper schließen lässt, ohne welche eine Vereinigung beider überhaupt nicht möglich wäre. Die Membran des Keimbläschens ist sehr ausgeprägt. Da die Masse der Nucleolensubstanz für ein Ei eines so jungen Stadiums verhältnismäßig sehr bedeutend ist, kann es nicht Wunder nehmen, dass man nicht noch ein oder zwei kleinere Keimflecke antrifft.

Anders verhält sich dies dagegen bei einem Stadium, welches etwas an Größe zugenommen hat (Fig. 8). Dort sieht man fünf Kernkörper, von denen der kleinere, rechts oben, vom benachbarten Schnitt mit in die Figur aufgenommen wurde. Denkt man sich alle fünf Keimflecke zu einem einzigen verschmolzen, so steht diese Masse wieder im Einklange mit der Größe des Eies. Die Membran des Keimbläschens wird von jetzt ab immer weniger deutlich. Bemerkenswerth ist, dass die Größe der Keimflecke sich ganz nach der Anzahl, in der sie auftreten, richtet.

Das in Fig. 9 abgebildete Stadium schließt sich eng an das vorige an, jedoch trifft man hier nur zwei Keimflecke an, was aus der Größe des einen leicht erklärlich ist; höchstwahrscheinlich waren hier vorher deren mehrere vorhanden, welche aber bereits zu dem größeren verschmolzen sind. Eine Vacuole findet sich auch hier in dem größeren Keimfleck vor. Jedenfalls ist die Masse der Kernkörpersubstanz vollkommen der im vorigen Stadium vorhandenen entsprechend. Im späteren Verlauf der Eibildung findet man zuweilen immer noch mehrere Keimflecke, doch bereits seltener und dann höchstens zwei an Zahl.

Fig. 10 zeigt ein für die Verschmelzung recht charakteristisches Bild. Die Anwesenheit von zwei Vacuolen deutet hier wieder einen gewissen Grad von Dickflüssigkeit der sich vereinigenden Substanzen an, ähnlich, wie dies in Fig. 7 der Fall war. Auch noch ein weiterer, weniger umfangreicher Keimfleck ist vorhanden. Er befindet sich in einem anderen, durch dasselbe Ei geführten Schnitte und ist hier noch in die Zeichnung eingetragen. Das erythrophile Chromatin liegt in feiner Vertheilung unregelmäßig im Inneren des Keimbläschens zerstreut.

War bisher in den Fig. 1—10 stets der Protoplasmaleib der Eier ganz mitgezeichnet, so ist dies für die Folge unterlassen. Der Zellleib ist in Fig. 11 nach der einen Seite mit natürlich verlaufendem Kontour angegeben, nach der anderen aber abgeschnitten zu denken. Wäre er in seiner ganzen Ausdehnung abgebildet worden, so wären dem vorhandenen Stücke etwa noch zwei Drittel seines Umfanges hinzuzufügen. Bei Eiern dieser Größe findet sich sonst immer nur ein bereits größerer Keimfleck vor. In diesem einen Falle nur waren, trotzdem ich während der Untersuchungen eine außerordentliche Anzahl von Eiern daraufhin betrachtete, zwei gleich große, nach Struktur und Tinktion völlig gleiche Nucleolen vorhanden. Das Chromatin erscheint im Keimbläschen zu unregelmäßigen Klumpen vereinigt und bedeckt einen kleinen Theil des unteren der beiden Keimflecke. Man sieht jedoch bei tieferer Einstellung, dass letzterer in keiner Weise mit dem Chromatin etwa eine Verschmelzung eingegangen ist. Mehrere Vacuolen sind auch hier wieder anzutreffen. Stadien, wie sie Fig. 12 darstellt, zeigen nur, dass eine ganz auffallende Veränderung mit dem Keimflecke vor sich gegangen ist. Derselbe hat zunächst eine schon recht bedeutende Größe erreicht. Vergleicht man, beiläufig bemerkt, die Masse seiner Substanz in Fig. 11 mit der von Fig. 12 unter Berücksichtigung, dass das in letzterer Figur abgebildete Stadium etwas älter ist, so ergiebt sich, dass beide hierin einander durchaus entsprechen.

Auf den ersten Blick jedoch fällt die rothe Partie an der Peripherie des Kernkörpers auf. Dass man es nicht etwa mit über letzterem liegenden Chromatin zu thun hat, wie in Fig. 11, beweist der Umstand, dass die rothe, wie die blaue Substanz nur bei einer und derselben Einstellung scharf sichtbar sind, also in einer Ebene liegen. Folglich muss die rothe Masse einen Theil des kugelförmigen Keimfleckes ausmachen; ob dies nun in Form eines Kugelsegmentes der Fall ist, oder ob etwas blaue Substanz noch das Innere der rothen erfüllt, habe ich nicht ermitteln können, da die Nucleolen gewöhnlich nur auf einem Schnitte vorhanden sind.

Während in Fig. 11 deutlich rothes, aus unregelmäßig geformten Klümpchen bestehendes Chromatin, wie auch in der Zeichnung angegeben wurde, über dem betreffenden Keimfleck lag, haben wir es hier mit einer erythrophilen, homogenen Partie des letzteren zu thun. Dazu möchte ich bemerken, dass der Gegensatz zwischen den beiden Farbentönen im Präparate noch viel lebhafter und leuchtender ist, als dies in der Abbildung zum Ausdruck gebracht werden konnte.

Was über die Behandlung des Präparates zu erwähnen wäre, ist der Umstand, dass auch bei kurzer Ausziehung mit Alkohol eine solche schöne Farbendifferenz am Kernkörper erfolgte.

Man hat nun nicht, wie auch ich Anfangs meinte, an dieser Stelle etwa den Beginn der Abgabe des blauen Farbstoffes vor sich; denn, denke man sich eine Flüssigkeit in einen kugelförmigen Körper eindringen, so wird dies an allen Punkten natürlich mehr oder minder gleichmäßig von statten gehen, aber niemals nur an einer Stelle, und dann wird die Flüssigkeit niemals so kräftig auf einen Punkt einwirken, ohne auch an irgend einer anderen Stelle bereits Spuren ihrer Wirkung zu zeigen.

Auffallend ist es, dass sich das rothe Chromatin hauptsächlich in der Gegend dieser erythrophilen Partie des Keimfleckes angesammelt hat, ein Umstand, der die Vermuthung nahe legt, dies erythrophile Stück des Keimfleckes stamme von dem erythrophilen Chromatin des Keimbläschens. Was man bei diesen Stadien häufig findet, ist sodann ein kleiner, sich blau färbender Kernkörper, der sich noch in diesem späten Stadium zu bilden begonnen hat, aber in Folge der nahen Lage zum großen Keimfleck keine bedeutenden Dimensionen erreichen kann, sondern bald nach seinem Auftreten mit jenem eine Verschmelzung eingehen wird. So beobachtete ich häufig derartige kleine Nucleolen, welche entweder dem größeren noch nicht anlagen, oder sogar halb in den letzteren hineingerückt waren. Vergleicht man PLATNER's (53) Abbildungen der Eier von *Arion empiricorum* (l. c.) Taf. 30 Fig. 6—9 mit dieser in Fig. 12 von mir gegebenen, so möchte man nach dem ersten Blick geneigt sein, den kleinen Keimfleck hier mit dem dortigen für identisch zu erklären. Dies dürfte aber durchaus nicht richtig sein. Bei *Arion empiricorum* ist nach PLATNER der kleinere Kernkörper dem größeren nicht gleichwerthig. Verfasser sah dort dieses kleine Gebilde als konstantes Element während aller Phasen der Eibildung, im Gegensatz zu meinen Befunden an *Helix pomatia*, wo es nur in einem späteren Stadium des Eies vorkommt, denn auch zuletzt ist es wieder nicht mehr vorhanden. Hieraus ergiebt sich mit Nothwendigkeit der Schluss, dass eine Vereinigung beider Gebilde stattfindet. Es handelt sich hier also offenbar um einen Kernkörper, der substantiell dem größeren gleichzustellen ist, wenn man wenigstens nach seiner großen Affinität für das Methylgrün ein Urtheil fällen soll.

In derselben Arbeit gab PLATNER auch in den Fig. 13—15, Taf. 30 Abbildungen von unreifen Eiern von *Helix pomatia*. Er bemerkte bei dieser Gelegenheit ausdrücklich, dass bei diesem Objekt im Laufe der Eibildung stets nur ein Kernkörper vorhanden sei. Zu erwähnen wäre noch, dass einige Vacuolen, wie in den beiden früheren Stadien, so auch hier, im großen Kernkörper anzutreffen sind.

Während sich bisher die Hauptmasse desselben in einem tiefen Blau äußerst stark tingirte, zeigte der Keimfleck der ältesten, unreifen Eier ein völlig abweichendes Verhalten von dem soeben geschilderten, unter der Voraussetzung natürlich, dass dieselben färberischen Bedingungen obwalten (cf. Fig. 13). Jetzt nimmt er das Methylgrün nicht mehr so intensiv auf, oder er wird von dem Boraxkarmin in stärkerem Grade, als zuvor, durchdrungen; daher kommt es nach der Einwirkung beider Farbstoffe zu einem Mischton, welcher anzeigt, dass seine Affinität zum Methylgrün immer noch bedeutend überwiegt. Zunächst hat er an Volumen noch um ein Beträchtliches zugenommen, und ist dies der größte Umfang, den er überhaupt erreicht. In seinem Inneren ist es allmählich zur Bildung von vielen kleineren und größeren Vacuolen gekommen, welche dicht neben einander liegen und in der Regel noch zahlreicher sind, als es in der betreffenden zur Abbildung gelangten Eizelle der Fall ist. Ich möchte bei dieser Gelegenheit an die von KORSCHELT (37) auf Taf. XXIX in den Fig. 66—68, 72, 74 und 75 dargestellten Keimflecke unreifer Eier von *Ophryotrocha puerilis* erinnern, die ebenfalls eine starke Vacuolisirung aufweisen; auch in den Kernen des Viererstadiums bei der Furchung hat der große Kernkörper bei diesem Anneliden denselben Bau (cf. l. c. Fig. 47 und 48). Ähnliche Strukturen der Nucleolen sind auch sonst häufig beobachtet worden.

Am auffallendsten ist bei diesem Nucleolus eine sich erythrophil verhaltende Partie: er besteht nunmehr aus zwei Substanzen. An allen Keimflecken ist eine derartige Sonderung desshalb nicht wahrzunehmen, weil, wie O. HERTWIG richtig bemerkte, der bei *Helix pomatia* dieselben Verhältnisse vorfand, der Kernkörper beim Schneiden so günstig getroffen sein muss, dass der kleinere Theil seitlich von dem großen zu liegen kommt. HERTWIG (30) beobachtete, dass diese Partie, welche als Paranuclein aufzufassen ist und gewöhnlich eine kleine, flache Scheibe darstellte, oft in eine grubenförmige Vertiefung des Nucleolus eingebettet war. Sie macht, wie ich glauben möchte, eher einen Theil des kugelrunden Nucleolus aus, stellt also eine Calotte desselben dar. In Fig. 3 und 11 an Eiern von *Mytilus gallo-provincialis* und *Pholas dactylus* giebt LIST (44) Abbildungen, die sich mit den soeben beschriebenen vergleichen lassen, nur sind die Farbenreaktionen die umgekehrten, was hier nicht weiter von Belang ist, da er sich anderer Mittel als ich bediente, um die Differenzirungen hervorzurufen. Das Keimbläschen ist ganz gleichmäßig von allerfeinsten Chromatinkörnchen erfüllt, die in Strängen netzförmig mit einander verbunden sind. Weiter enthält das Keimbläschen noch einige gröbere Ansammlungen von erythrophilem Chromatin. Was nun die Herkunft dieser rothen Partie des Kernkörpers betrifft, so dürfte man wohl an konservirtem Material nicht zu einer sicheren Entscheidung gelangen. Ich möchte, gestützt auf meine Präparate, die Vermuthung aussprechen, dass sich das zu größeren Klumpen geballte, sich roth tingirende Chromatin an den Keimfleck zunächst lose anlegt, später findet dann eine innigere Aneinanderlagerung statt, die schließlich zu einer völligen Verschmelzung beider Substanzen führt. Auffallend ist es nämlich, dass fast immer die gröberen Ansammlungen des rothgefärbten Chromatins dicht oder wenigstens ziemlich nahe bei dieser kleinen Partie des Kernkörpers liegen und genau dieselbe Nuancirung im Farbenton zeigen, wie das Paranuclein.

Andererseits könnte es durch chemische Vorgänge im Inneren des herangewachsenen Keimfleckes zu einer plötzlichen Sonderung in zwei verschiedene Substanzen kommen, was bei der außerordentlichen Schnelligkeit der Procedur auf tinktionellem Wege nicht zu ermitteln ist. Hauptsächlich hat der Keimfleck seine bedeutende Größe dadurch erlangt, dass er mit kleineren substantiell gleichen

Gebilden, die im Laufe der Entwicklung im Keimbläschen auftauchen, eine Verschmelzung eingeht. Höchstwahrscheinlich wird dem Kernkörper aber noch auf anderem Wege Material zu seinem Aufbau zugeführt. Es ist nämlich sehr auffallend, dass sich oft um die Nucleolen, nach Art eines Hofes, erythrophiles Chromatin anlagert. Dass es sich hier nicht immer um eine Extraktionserscheinung handelt, geht daraus hervor, dass in derartigen Fällen gewöhnlich einzelne Chromatinpartikelchen von einander deutlich zu unterscheiden sind. Ein solcher Saum ist an den Keimflecken der Figuren 4, 5, 6 und 11 zu bemerken. Ich vermuthe, dass dies rothe Chromatin mit zur Substanzvermehrung des Keimfleckes verwendet wird, und dass es in feinsten Partikelchen in den letzteren übergeht.

Limax maximus.

Die jüngsten Eier der Zwitterdrüse von *Limax maximus* sind etwas kleiner, als die in demselben Stadium befindlichen von *Helix pomatia*. Überhaupt stehen die Elemente der Geschlechtsdrüse dieser Nacktschnecke an Größe etwas hinter denen des vorher untersuchten Objektes zurück. Während jedoch bei *Helix pomatia* gerade in den jüngsten Eiern und auch noch in den etwas weiter vorgeschrittenen eine unbestimmte Anzahl cyanophiler Keimflecke vorhanden waren, trifft man bei dieser Form stets nur einen solchen an; derselbe ist schon verhältnismäßig groß (Fig. 14). In etwas älteren Eiern (Fig. 15) sieht man neben dem größeren, blau tingirten Keimfleck einen kleinen Kernkörper von äußerst geringem Umfange jenem anliegen. Dieser Nucleolus ist jedoch ausgesprochen erythrophil, da er sich tief dunkelroth färbt. Über die Substanzverschiedenheiten beider Nucleolen kann kein Zweifel herrschen, denn die Tinktion ist, wie auch in den Folgestadien, eine äußerst intensive und dabei kontrastreiche. Weiter zurück verfolgen kann man diesen zweiten erythrophilen Kernkörper nicht, da er wegen seines außerordentlich geringen Umfanges nicht mehr von den chromatischen Bestandtheilen des Keimbläschens zu unterscheiden ist. Im weiteren Verlauf der Eibildung (Fig. 16 u. 17) ist nur ein Wachsthum beider Elemente zu konstatiren; auch möchte ich nochmals auf die auffallende Größe beider im Vergleich zum Keimbläschen in diesem und den sich anschließenden Stadien aufmerksam machen. Zu erwähnen wäre sodann der Umstand, dass der Zwischenraum zwischen beiden Kernkörpern gelegentlich größer geworden, und dass im Inneren des erythrophilen Körpers häufig eine Vacuole anzutreffen ist. In wenig älteren Eiern findet man nun, dass mit letzterem eine eigenthümliche Gestaltsveränderung vorgegangen ist, während bei jenem vorläufig nur ein Wachsthum zu konstatiren ist. Aus dem bisher runden Keimfleck hat sich ein länglicher, an einer Stelle eingebuchteter, scharf kontourirter Körper herausgebildet, der auf den ersten Blick bohnenförmig erscheint (Fig. 18). In vielen Fällen zeigt er sich hingegen anders gestaltet; er ist dann rund, und sein Inhalt ist, wie bei der ersten Form, hell, ebenfalls mit dunklem, scharfem Kontour. Wenn man ein solches Bild von dem erythrophilen Keimfleck erhält, so hat man ihn im Querschnitt vor sich, während die andere Ansicht von einem Längsschnitt dargeboten wird. Richtiger gesagt ist er also als mützenförmig zu bezeichnen, da der Querschnitt bei der Bohnenform mehr oval ausfallen würde. Im Allgemeinen werden Kernkörper von solcher Gestaltung für geschrumpft gehalten. Dies möchte ich aber für den kleinen erythrophilen Nucleolus von Limax maximus nicht zugeben; denn es wäre doch im höchsten Grade auffällig, dass stets bei allen Eiern nur dieses und der beiden nächstfolgenden Stadien eine Schrumpfung eintreten sollte. Hier vollziehen sich jedenfalls noch gewisse Umwandlungen im Inneren des Kernkörpers, welche dessen Gestaltsveränderung mit sich bringen. Auf welche Weise diese vor sich geht, habe ich nicht ermitteln können. Thatsächlich fand ich bei allen Eiern dieses Alters den erythrophilen Kernkörper in der Mützenform vor. Jedoch möchte ich eine Vermuthung hier aussprechen. Nämlich das Auftreten jener Vacuole, bei den um Weniges jüngeren Eiern (Fig. 17) möchte ich mit jenem Vorgang in Verbindung bringen, und dasselbe für den Ausgangspunkt halten, welcher die Umbildung der Kugel in die Mützenform einleitet. Jedenfalls möchte ich noch hervorheben, dass man in Fig. 17 nicht etwa einen Querschnitt des mützenförmigen Körpers, sondern eben nur einen Nucleolus mit einer centralen Vacuole vor sich hat. Dies ergiebt sich übrigens schon ohne Weiteres aus den Größenverhältnissen. Zum weiteren Verlauf der Ausbildung bis zu den ältesten unreifen Eiern ist über den cyanophilen Keimfleck nur zu bemerken, dass es in seinem Inneren zur Bildung einiger Vacuolen kommt, die man im letzten Stadium nicht mehr wahrnimmt. Mit dem erythrophilen Keimfleck geht jedoch eine weitere Veränderung vor sich. Er buchtet sich bedeutend mehr ein (Fig. 19) und hat nunmehr seinen größten Umfang erreicht. Im folgenden Stadium (Fig. 20) gestaltet sich sein tinktionelles Verhalten etwas anders als bisher. Zuvor war er ausgesprochen erythrophil; dies ist er jetzt nicht mehr. Er färbt sich in einem Mischton. Das Keimbläschen von Eiern, die nur wenig weiter entwickelt sind, zeigt plötzlich außer dem cyanophilen Nucleolus den merkwürdigen mützenförmigen Nucleolus nicht mehr. Dafür trifft man einen anderen, völlig runden, homogenen Kernkörper an, der nach Anwendung der Doppeltinktion ungefähr die Mittelfarbe zwischen Roth und Blau angenommen hat (Fig. 21). Dies ist keineswegs einer längeren bezw. kürzeren Einwirkung oder Ausziehung der Farbstoffe zuzuschreiben, sondern beiden ist die gleiche Behandlung zu Theil geworden, wie den in Fig. 19—23 abgebildeten Eiern; sie befinden sich sogar alle auf demselben Objektträger, einige davon (Fig. 19, 23 und 24) in ein und demselben Schnitte.

Fig. 22 stellt ein etwas älteres Stadium dar. Dort finden sich zwei Keimflecke vor, welche sich tinktionell völlig gleich verhalten. Eben so eigenthümlich, wie das plötzliche Verschwinden des mützenförmigen Körpers, ist auch der Zweck, zu dem er die Umbildung in einen solchen erfährt. Über seine muthmaßliche Entstehung habe ich bereits zuvor gesprochen. Es handelt sich jetzt darum festzustellen, wo er geblieben ist. Ich halte es für wahrscheinlich, dass er sich in den später vorhandenen, runden Nucleolus umgewandelt hat. Auch dieser Vorgang wird wieder sehr rasch vor sich gehen. Stets fand ich diesen Körper fertig, nie im Wachsthum begriffen vor. Er muss also nothwendig mit dem vorher mützenförmig gestalteten in enger Beziehung stehen. Sodann deutet auf diesen Zusammenhang beider Körper auch das Resultat der Doppelfärbung hin. Während beim ersten Auftreten der mützenförmige Keimfleck das Methylgrün ganz abgiebt, also sich in dem leuchtenden Roth des Boraxkarmins zeigt (Fig. 18 und 19), scheint mit seiner Substanz in einem späteren Stadium, das etwa Fig. 20 wiedergiebt, eine vielleicht chemische Veränderung vorgegangen zu sein. Das Methylgrün ist hier schon nicht mehr vollständig abgegeben worden. Fig. 21 zeigt eine unverkennbare Mischung beider Farbstoffe, während erst im Stadium der Fig. 22 die Neigung des Kernkörpers zur cyanophilen Seite überwiegt. An dieser Stelle möchte ich noch einmal betonen, dass obige Resultate nicht durch verschiedenartige Einwirkung der Farbstoffe bezw. Ausziehung erzielt wurden, wie ich schon vorher erwähnte.

Im weiteren Verlauf der Eibildung sieht der Inhalt des Keimbläschens gewöhnlich so aus, wie ihn Fig. 23 wiedergiebt. Der ursprünglich cyanophile, größere Keimfleck hat jetzt seinen mächtigsten

Umfang erreicht; an, bezw. halb in ihm, liegt der kleinere Nucleolus, um später gänzlich mit jenem zu verschmelzen. Im Keimbläschen sieht man allerfeinste, roth tingirte Chromatinbröckchen netzartig in Strängen mit einander verbunden, außerdem hier und da einige gröbere Anhäufungen von erythrophilem Chromatin. Aus ihnen bildet sich allem Anschein nach eine unbestimmte Anzahl neuer, sich ebenfalls roth färbender Keimflecke. Bei Durchsicht der anderen, durch eben dasselbe Keimbläschen geführten Schnitte zählte ich circa acht weitere solcher Ansammlungen, die wohl, schon mehr oder weniger abgerundet, als Keimflecke anzusprechen sind. Sie sind nicht homogen, sondern aus sehr kleinen Chromatinpartikelchen zusammengesetzt, welche namentlich dann recht klar zu erkennen sind, wenn sie am Rande überstehen, was aus Fig. 23 mit großer Deutlichkeit hervorgeht. Bei den ältesten Eiern sieht man dann außer dem großen, blauen, viele kleine erythrophile Keimflecke, die höchst wahrscheinlich auf die vorher beschriebene Art zu Stande gekommen sind. Außer den in der Fig. 24 abgebildeten Nucleolen weist dieses Ei noch fünf weitere solcher Keimflecke auf. Bei den kleinsten von ihnen ist es häufig gar nicht zu entscheiden, ob man es wirklich bereits mit einem solchen Gebilde zu thun hat, oder ob es vorläufig nur eine Menge an einander gelagerten Chromatins ist. Die Zahl dieser neugebildeten Kernkörper ist gänzlich unbestimmt; in einem Falle zählte ich deren 16. Sie sind im Anfang ihrer Entstehung nicht von homogener Struktur, sondern lassen eine ungleichmäßige Granulirung in ihrem Inneren erkennen, die auch in den älteren Stadien eben so deutlich hervortritt; sie besitzen dann auch einen sich scharf abhebenden Kontour.

Nach meinen Beobachtungen kann ich die soeben geschilderte Entstehung dieser Nucleolen nicht anders auffassen, als dass sie sich aus der chromatischen Substanz herausbildeten. So beschaffen, wie zuletzt beschrieben, sind die ältesten unreifen Eier. Erwähnen möchte ich noch, dass sich ähnlich, wie bei *Helix pomatia*, so auch hier um die cyanophilen Kernkörper ein erythrophiler Saum von Chromatin findet (Fig. 17, 18 und 20—22).

Die Membran, welche das Keimbläschen umgiebt, ist bedeutend dicker als bei *Helix pomatia*, wo sie oft nur schwer zu erkennen ist. Ehe ich jedoch die Untersuchungen über *Limax maximus* abschließe, möchte ich noch auf einige eigenthümliche Ergebnisse derselben Doppeltinktion aufmerksam machen, welche im höchsten Grade interessant sind. Ließ ich Alkohol auf die der Doppelfärbung unterworfenen Eier des Stadiums, wie es etwa durch Fig. 23 dargestellt wird, länger einwirken, so gab der große, sonst cyanophile Keimfleck das Methylgrün gänzlich ab. In bestimmten Fällen jedoch verhielt sich dies nicht vollständig so, sondern an einer Stelle blieb die Blaufärbung erhalten. Dann lag gewöhnlich der kleine, cyanophile Keimfleck dieser Partie an (Fig. 25 und 26). Ich möchte es für das Allerwahrscheinlichste halten, dass der innen und außen befindliche Theil zusammengehören, beide also den kleinen Keimfleck ausmachen, und dass wir ein Stadium inniger Verschmelzung mit dem größeren Nucleolus vor uns haben. Unverständlich ist dann nur die Wahrung eines scharfen Kontours. Man sollte doch annehmen, dass eine Verschmelzung der rothen und blauen Substanz anders vor sich geht, als es der vorliegende Fall andeutet. Die cyanophile Substanz müsste sich doch eher unregelmäßig mit der erythrophilen vermischen. Eben so wenig erklärlich ist der mit erythrophiler Masse ausgefüllte Zwischenraum zwischen beiden blauen Halbkugeln (cf. Fig. 25). Auffallend ist fernerhin in Fig. 26, dass die eine Hälfte dunkelblau, fast schwarz, dagegen die andere, außen befindliche, heller gefärbt ist, obwohl dies auch durch die Lageverhältnisse innerhalb und außerhalb des großen Nucleolus bedingt sein könnte. Man steht hier vor der Frage, ob der kleinere, mehr cyanophile Nucleolus im Begriff ist, in den größeren, mehr erythrophilen Nucleolus einbezogen, vielleicht auch zu dessen Substanz umgewandelt zu werden. Zu erwähnen ist noch, dass der große Keimfleck granulirt ist, eine Thatsache, die sich vorher in Folge der tief dunkelblauen Färbung der Beobachtung entzog.

Unio batavus.

Die jüngsten Eier von *Unio batavus* sind leichter aufzufinden, als die von *Helix* oder *Limax*. Sie stellen sich als kleine Zellen dar, deren Kerne gewöhnlich abgerundet sind und ein Kernkörperchen besitzen (Fig. 27). Dasselbe ist cyanophil und kommt an Größe ungefähr jenem bei *Helix pomatia* gleich. Der Protoplasmaleib dieser jüngsten Eizellen ist sehr klein. Neben diesen jüngsten Eizellen finden sich noch viele kleine, rundliche oder ovale Zellkerne, die ein Kernkörperchen enthalten, und deren Zellkörper sich nicht deutlich abhebt, wenigstens ließen sich die Zellgrenzen bei dieser Konservirung nicht erkennen. Diese sind wohl als die Eimutterzellen anzusprechen, worauf einige wenige Theilungsfiguren schließen lassen.

Das Wachsthum der Nucleolen dieser Eier verläuft nun nicht so komplicirt, als es von den anderen Formen, speciell von *Limax maximus*, vorher beschrieben wurde. So wäre über die Abbildungen 28—30 nichts weiter zu sagen, als dass sie zeigen sollen, auf wie einfache Weise die einzelnen Bestandtheile der Eizelle sich vergrößern. Die Membran des Keimbläschens hebt sich bei den jungen, wie alten Stadien ziemlich scharf mit dünnem Kontour vom Protoplasma ab. Bemerkenswerth ist, dass das erythrophile Chromatin, welches im Keimbläschen zerstreut umherliegt, je älter die Eizelle wird, in desto gröberer Vertheilung auftritt, wie deutlich ein Blick auf die gegebenen Abbildungen 27—37 lehrt.

Während bisher nur ein cyanophiler Keimfleck im Keimbläschen vorhanden war, zeigt sich im Folgestadium plötzlich eine andere Substanz, die erythrophil ist, sich aber doch von den roth tingirten Chromatinbrocken durch ihren Farbenton unterscheidet. Sie findet sich bei ihrem Auftreten stets dem Keimfleck dicht angelagert und färbt sich in einem schönen Rosaton, welchen ich in Fig. 31 wiederzugeben versuchte. Eine gewisse Regelmäßigkeit in der Form, in der diese Nucleolensubstanz auftritt, ist nicht zu konstatiren. In der dargestellten Eizelle sieht man sie bereits an zwei Stellen des cyanophilen Kernkörpers auftauchen. Mindestens eben so häufig ist dies nur an einem Punkte der Fall und dann der Masse nach nur so viel, als die kleinere Partie ausmacht. Oft beobachtete ich auch einen äußerst schmalen, rothen Saum um den cyanophilen Kernkörper, den ich jedoch hier für eine Extraktionserscheinung halten möchte. Erwähnen will ich noch, dass besagte erythrophile Keimflecksubstanz einige Male an drei bis vier Stellen an dem ursprünglichen Nucleolus in Form von kleineren und größeren Knospen hing.

Was die Herkunft dieser neuen Substanz betrifft, so vermag ich nur zu sagen, dass sie stets im Zusammenhang mit dem cyanophilen Keimfleck anzutreffen war, also niemals frei an einer anderen Stelle des Keimbläschens. Durch Anlagerung irgend welcher chromatischen Partikel aus dem Kerninhalte kommt sie nicht zu Stande; es ist wenigstens davon nichts zu bemerken. Es bleibt nur noch die Möglichkeit übrig, sie als Umwandlungsprodukt des großen Körpers aufzufassen, eine Annahme, zu welcher schon FLEMMING (15) bei *Anodonta* gelangte, wo er »am Haupttheil großer und mittelgroßer Eier (niemals junger oder ganz junger) ein oder mehrere Buckel hängend antraf«. FLODERUS (18) hat bei *Corella parallelogramma* (l. c. Taf. X, Fig. 18) im Keimbläschen eines lebenden Eies eine knospenähnliche Ausbuchtung am Nucleolus wahrgenommen; diesbezügliche Beobachtungen an einer Menge von Thieren liegen noch von AUERBACH (1), LEYDIG (43) und Anderen vor. Vielleicht ist in der Theilung, wie sie v. HESSLING (32) für die Perlmuschel annimmt, auch nur ein Quellungsvorgang des großen Kernkörpers zu sehen, der einer Knospung nicht unähnlich sieht.

Das noch zu beschreibende Wachsthum des zweitheiligen Nucleolus müsste man sich wohl durch Aufnahme und Assimilation flüssiger Substanzen aus dem Kernraum erklären.

Vacuolen beherbergt besagte Partie des Nucleolus in diesem frühen Stadium noch nicht, kurz darauf sind sie dagegen gelegentlich anzutreffen, wie Fig. 32 zeigt.

Die roth gefärbte Partie des Nucleolus nimmt jetzt an Masse im Verhältnis gegen den anderen Abschnitt in auffallender Weise zu, so dass sie jenen sehr bald an Größe nicht mehr nachsteht; vorläufig sind beide noch mit einander verbunden (Fig. 33). Hierbei möchte ich an die Verhältnisse, wie sie STAUFFACHER (60) für *Cyclas cornea*, WILSON (71) für *Nereis*, FLODERUS (18) (Fig. 14 Taf. XXII l. c.) für *Pholas dactylus* schilderten, erinnern, wo ebenfalls ein zweitheiliger Nucleolus vorhanden ist. Bald kann die Verbindung aber lockerer werden und schließlich zur Trennung führen. Ich sprach von einer lockeren Verbindung, denn in dieser Beziehung herrscht im weiteren Verlauf keine Gesetzmäßigkeit vor. In Fig. 34 ist ein Ei abgebildet, dessen Kernkörper noch mit den Rändern eben zusammenhängen, der erythrophile Theil scheint an der Berührungsstelle noch nicht scharf abgerundet zu sein. In Fig. 35 ist der Kontakt noch geringer, und beide liegen schon fast isolirt neben einander. Häufig befanden sich beide Gebilde räumlich weit von einander getrennt.

Fig. 36 stellt ein Ei dar, welches trotz seines Alters noch beide Substanzen vereinigt zeigt. An Masse überwiegt jetzt bedeutend die erythrophile Partie. Solche Bilder erinnern an Befunde, wie sie FLODERUS (l. c.) von *Pholas dactylus* in den Fig. 13, 15 und 17 wiedergab. Hier wären auch die bereits erwähnten Arbeiten von LUKJANOW (46), STOLNIKOW (62), OGATA (50), HERMANN (27), FRENZEL (21) und LÖNNBERG (45) zu nennen, in denen sich ähnliche Abbildungen finden (cf. Litteraturübersicht).

Diese Befunde stehen in völligem Einklang mit denen der früheren Beobachter. Nach FLEMMING (17) bestand der Hauptnucleolus in mittelgroßen Eiern »aus einem kleineren Theile, der bedeutend stärker lichtbrechend und tingirbar, ferner aus einem größeren, blasseren Abschnitte, der schwächer chromatisch war und in Säure mehr quillt«. Dasselbe gilt auch von *Cyclas cornea* (17) und *Dreissena polymorpha* (16). Bei letzterem Objekt »ist der stark lichtbrechende und chromatische Theil als Hohlkappe um den blasseren herumgelagert«. Bei *Anodonta* hängen beide Theile zusammen, »bei *Unio* sind sie vielfach nur mit einander in Berührung oder liegen selbst getrennt«.

In einer anderen Arbeit Flemming's (15) heißt es über *Anodonta*: »Bei jüngsten Eiern sind die Kernkörper (0,25 μ) einfach rund, bei größeren sind sie schon zweitheilig, jedoch so, dass der stark lichtbrechende Theil noch größer ist.«

O. Hertwig (30) unterschied bei *Unio pictorum* einen kugeligen Hauptkörper und diesem aufsitzend einen kleineren, halbkugligen Theil, von größerer Durchsichtigkeit und größerem Lichtbrechungsvermögen. Beide Körper sind deutlich von einander abgegrenzt. Seine gleichen Befunde an *Tellina* (28) sind hier auch zu erwähnen.

Endlich möchte ich noch angeben, dass ich, wenn auch nur einige Male, eine Dreitheiligkeit des großen Kernkörpers in der Art sah, wie sie List (43) von *Pholas dactylus* in Fig. 16 Taf. XXII abbildete. Dass dieselbe aber als ein besonderes Stadium aufzufassen ist, möchte ich nicht glauben, sondern sie vielmehr für eine zufällige Lageerscheinung halten. R. Wagner (67) bemerkte auch bei *Unio* und *Anodonta* »drei an einander gereihte oder auch isolirte Keimflecke«, was in einigen Fällen nach Stauffacher (60) auch für *Cyclas cornea* zutrifft (l. c. Fig. 7).

Außer diesem zusammengesetzten Keimfleck sind in den letzten Stadien (Fig. 34—36) noch andere Nebennucleolen anzutreffen. Ich kann Flemming (15) nur beipflichten, wenn er von ihnen sagte, dass ihre Größe, Zahl und Anordnung nicht konstant sei. Sie sind bisweilen von einer ganz außerordentlichen Kleinheit.

Bei *Anodonta* versuchte Flemming die Entstehung der kleinen Kernkörper zu verfolgen und fand, dass sie dort (erst unmittelbar vor der Brunstzeit) auf Kosten der kleineren, stark lichtbrechenden Portion des Keimfleckes gebildet werden. Bei *Unio* ist nichts davon zu sehen; dort verdanken sie ihren Ursprung dem Chromatin, wie ich glaube; denn vergleicht man den Inhalt der Keimbläschen im Stadium etwa der Fig. 29—33 mit demjenigen der in den Fig. 34—36 wiedergegebenen Stadien, so erscheint diese Annahme sehr plausibel.

Sie erinnerten mich nach ihrem Aussehen und, wenn ich ihre Größenverhältnisse, sowie ihren ganzen Habitus in Betracht ziehe, an die Gebilde, welche LEYDIG (43, p. 304) auf Taf. XII in Fig. 24 und 25 neben größeren, anders beschaffenen Keimflecken in unreifen Eiern von *Theridium* abbildete; jedoch kommen sie dort nur in einer Partie des Keimbläschens dicht an einander gedrängt vor, während sie hier nicht auf einen Theil des Keimbläschens beschränkt sind, sondern unregelmäßig zerstreut allenthalben umherliegen.

Interessant ist ein Vergleich von LIST's (44) Ergebnissen an *Mytilus gallo-provincialis* und an *Pholas dactylus* mit den meinigen an *Unio batavus*, wegen der immerhin nahen Verwandtschaft der drei Thiere. Schon auf den ersten Blick zeigt es sich, dass bei den beiden Repräsentanten der Asiphoniaten völlig verschiedene Verhältnisse anzutreffen sind. Zunächst kommt man zu dem Resultat, dass beim Keimfleck von *Mytilus gallo-provincialis* überhaupt gar nicht der typische Lamellibranchiatencharakter zum Vorschein kommt. So fand sich z. B. nach der Darstellung von LIST die blau tingirte Substanz in den einzelnen Eistadien in so großer Formenverschiedenheit vor, dass es schwierig ist, einen Zusammenhang in dem Verhalten dieser Partie im wachsenden Keimfleck herauszufinden, wie sich bei einem Vergleich der dort in Fig. 1—8 Taf. XXII gegebenen Abbildungen ergiebt. Einen typischen Lamellibranchiatenkeimfleck besitzt dagegen *Pholas dactylus*. Die Keimflecke in den Fig. 11—20 (l. c.) zeigen einen Habitus im Aufbau, wie ich ihn für *Unio batavus* oben beschrieb, abgesehen von der Verschiedenheit der einzelnen Kernkörperbestandtheile in ihrer Färbung. So erreicht bei *Pholas dactylus* die eine Substanz, welche zuerst nur eine geringe Ausdehnung besaß, durch rapide Zunahme im Laufe der weiteren Ausbildung zunächst dieselbe Größe, wie die andere, um sie späterhin an Ausdehnung weit zu übertreffen. Das ist in der Hauptsache genommen ein Verhalten, welches vollkommen mit dem der cyanophilen Masse bei *Unio batavus* von mir geschilderten übereinstimmt.

Epeira diademata.

Dass die jüngsten Eier von *Epeira diademata* einen unregelmäßig gestalteten Keimfleck besitzen, hebt schon KORSCHELT (36) hervor und giebt dafür auf Taf. IV in Fig. 86 eine Abbildung, welche der von mir in Fig. 37 Taf. XIII entworfenen vollkommen entspricht. Der Kernkörper setzt sich bereits in diesem frühen Stadium aus den beiden chromatophilen Substanzen zusammen, was deutlich an dem in Fig. 37 rechts befindlichen Ei zu erkennen ist. Ein bestimmtes Verhältnis der Menge beider Substanzen zu einander ist nicht zu konstatiren. Das Chromatin liegt in kleineren und größeren Anhäufungen ganz unregelmäßig im Keimbläschen vertheilt. Das Folgestadium (Fig. 38) zeigt ein verhältnismäßig bedeutendes Wachsthum des Hauptkeimfleckes. Wie zuvor, ist auch hier die cyanophile Masse rings scharf abgegrenzt, nicht so die erythrophile. Es erscheint auf den ersten Blick, als ob letztere eine große unregelmäßig geformte Anhäufung darstelle; sieht man jedoch genauer zu, so löst sich dieselbe in mehrere kleinere auf. Diese liegen in verschiedenen Ebenen über und unter einander. Der Keimfleck ist also als Ganzes mit keinem scharfen Kontour versehen. In der Nuancirung des Farbentones ist die roth tingirte Partie des Kernkörpers vom Chromatin nicht zu unterscheiden.

Ihr Wachsthum erfolgt, wie ich sicher annehmen möchte, durch Aneinanderlagerung und Zusammenballung kleiner chromatischer Partikelchen. Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht folgender Befund. Bei einem ungefähr in dem zuletzt erwähnten Stadium der Ausbildung befindlichen Ei war deutlich zu sehen, dass sich die erythrophile Partie des Keimfleckes aus kleinsten Chromatintheilchen zusammensetzte, wie dies Fig. 39 veranschaulicht. Als seltenes Vorkommnis möchte ich es bezeichnen, dass hier in dieser Eizelle, welche beiläufig bemerkt einem anderen Individuum entstammt, zwei cyanophile Keimflecke vorhanden sind. Eine große Umwandlung erleidet der beschriebene Kernkörper im Laufe der weiteren Ausbildung des Eies (Fig. 40). Zunächst wird er deutlich begrenzt, und bietet sich mehr als ein kompaktes Ganzes dar. Seine chromatophilen Substanzen sind besonders scharf von einander abgesetzt. Was ihre Lagerung gegen einander betrifft, so fand ich hier stets die blau tingirte Substanz von der rothen völlig oder theilweise eingeschlossen, jedoch war auch nicht ein einziges Mal das umgekehrte Verhältnis zu bemerken. Auch für dieses Altersstadium ist die in Fig. 40 gegebene Abbildung nicht als typisch aufzufassen. In der dargestellten Eizelle besteht die cyanophile Masse offenbar aus zwei sich berührenden Kugeln, was natürlich nicht nothwendig der Fall zu sein braucht. Die erythrophile Substanz schien mir in dieser Entwicklungsstufe stets einen gewissen Grad von Zähflüssigkeit aufzuweisen, welchen Eindruck ich von der anderen Substanz nicht hatte. Dafür spricht auch der sich dunkelroth abhebende Kontour, der jene nach Art einer Membran umgiebt.

In ähnlichem Zustande schien sich bei *Limax maximus* der mützenförmige Keimfleck zu befinden, welcher sich ebenfalls erythrophil verhielt, und dessen Inhalt sich bis zu einem gewissen Grade auch als von weicher Konsistenz zu erkennen gab. So viel über den Hauptkeimfleck! Es taucht in diesem frühen Stadium nun noch ein zunächst sehr kleiner Nebenkeimfleck auf; in den späteren Stadien bilden sich deren mehrere. Derselbe färbt sich stets roth, gewöhnlich aber nur sehr blass, so dass es bisweilen aus diesem Grunde und wegen seiner geringen Größe außerordentlich schwierig ist, zu entscheiden, ob man es wirklich mit einem solchen Kernkörper zu thun hat, oder mit einem Klümpchen chromatischer Substanz, welcher letzteren er sehr ähnlich sieht. Er macht sich seiner Gestaltung nach stets als ein scharf abgerundeter Körper bemerkbar; ein weiteres Hauptkriterium giebt eine helle Zone rings um ihn ab, so dass er wie von einem Hofe umgeben erscheint.

Nach Flemming (16), welcher solche Höfe auch häufig beobachtete, muss man zwei Arten derselben unterscheiden. Die einen stellen weiter nichts, als eine optische Erscheinung dar; Flemming bezeichnet sie als »Reflexhöfe«. Sodann fand er aber in manchen Präparaten noch helle Räume um Nucleolen, welche in anderen Präparaten wieder nicht zu sehen waren, obgleich sie auf dieselbe Weise, wie jene ersteren, konservirt wurden. Aus diesem Grunde betrachtet sie Verfasser als Kunstprodukte. Für den hier vorliegenden Fall möchte ich dazu Folgendes bemerken, da auch ich naturgemäß zunächst die hellen Höfe als Kunstprodukte anzusehen geneigt war:

ad 1) Wenn die Höfe dieser kleinen, erythrophilen Nucleolen durch die starke Lichtbrechung letzterer hervorgerufen werden, würden die großen, cyanophilen Keimflecke, welche in noch viel höherem Grade lichtbrechend sind als jene, ebenfalls derartige helle Räume in ihrer Umgebung aufweisen; dies ist jedoch nicht der Fall. Eben so würde bei *Limax maximus* der kleine, erythrophile Kernkörper, der gleichfalls stark lichtbrechend ist, diese Erscheinung zeigen, doch ist sie dort nie anzutreffen.

ad 2) Die Höfe in meinen Präparaten, welche sämmtlich mit Sublimat fixirt waren, fand ich immer nur in gewissen Stadien, dort aber stets um die kleinen, erythrophilen Nucleolen vor.

Aus diesen Gründen bin ich doch zweifelhaft, ob die erwähnten hellen Räume wirklich als Kunstprodukte aufzufassen und nicht vielmehr in der Konstitution des Kernes bedingt sind.

Was die Lage dieses Kernkörpers betrifft, so wäre hervorzuheben, dass er bei seinem Auftreten nie den Hauptkeimfleck berührt, sondern stets getrennt von jenem auftaucht.

Ungefähr bis zu einem Stadium, welches durch Fig. 42 dargestellt wird, hat der Hauptkernkörper eine mehr oder weniger abgerundete Form und setzt sich aus den beiden bekannten chromatophilen Substanzen zusammen. Jedoch findet man ihn bisweilen noch in einem Stadium, welches Fig. 41 wiedergiebt, von ähnlicher unregelmäßiger Beschaffenheit im Bau, wie sie zuvor in Fig. 38 abgebildet wurde. Man könnte vielleicht dadurch den Eindruck erhalten, als hätte das in Fig. 41 abgebildete Ei das geschilderte Alter noch gar nicht erlangt. Dass dies aber doch der Fall ist, beweist, abgesehen von der Größe seines Plasmaleibes und Hauptnucleolus, auch der Umstand, dass sich schon der vorhin erwähnte kleine Nebenkeimfleck gebildet hat; auch hier macht sich ein heller Hof rings um ihn bemerkbar, wie in Fig. 40 und 41. Die erythrophile Partie ist in Form von unregelmäßig gestalteten Klumpen ohne scharfe Begrenzung am großen Kernkörper vertreten. In den nun folgenden Stadien tritt eine unbestimmte Zahl der blassen, kleinen Keimflecke auf, welche mit dem Alter des Eies ebenfalls wachsen; einige von ihnen erreichen sogar immer einen ziemlich beträchtlichen Umfang, wie die Fig. 43—47 zeigen. Jedoch nicht alle bringen es zu einer solchen Größe. Es sind dies solche Nucleolen, die noch in späten Stadien in großer Nähe des Hauptkeimfleckes auftreten (Fig. 44 und 47), ein Umstand, der sich aus ihrem später zu besprechenden Verhalten erklärt. Die größeren Nebenkernkörper besitzen nicht mehr eine vollkommen homogene Struktur, wie dies zuerst der Fall war (Fig. 40—42), sondern viele sind von zahlreichen kleinen Vacuolen durchsetzt; hierdurch wären sie, abgesehen von ihrer Färbung, im Aussehen mit dem großen Keimfleck der ältesten Eier von *Helix pomatia* zu vergleichen, wenn nicht beide Kerngebilde in Folge ihrer bedeutenden Größenunterschiede von einander strukturell different erschienen. Vacuolen sind bisher im großen Kernkörper nur äußerst selten vorhanden, späterhin treten stets deren mehrere in der cyanophilen Masse auf.

Was nun die Form des großen Keimfleckes betrifft, so ist dieselbe in allen diesen und den folgenden Stadien weiter eine völlig willkürliche zu nennen. Gewöhnlich schließt die erythrophile Substanz die cyanophile theilweise ein, doch findet man auch gelegentlich eine andere Zusammenlagerung beider. Der in Fig. 43 wiedergegebene Nucleolus erinnert außerordentlich an die Verhältnisse, wie sie bei *Unio batavus* in den älteren und ältesten Keimbläschen anzutreffen sind.

Der Unterschied zwischen den Hauptkeimflecken beider Objekte ist nur in der Art und Weise ihrer Bildung und Zusammensetzung zu suchen; dort war, wie erinnerlich sein wird, die erythrophile Substanz wahrscheinlich als ein Abspaltungs- oder Quellungsprodukt der anderen anzusehen, hier wuchs sie durch Aufnahme geformter Bestandtheile des Keimbläschens heran, wie man als ziemlich sicher annehmen darf.

Bei *Epeira diademata* sah ich nur in diesen etwa mittelgroßen Eiern in einigen Fällen den großen Kernkörper nach dem Lamellibranchiatentypus zusammengesetzt. Auch nur vereinzelt beobachtete ich eine Anordnung der chromatophilen Substanzen, wie sie in Fig. 48 dargestellt ist. An beide Pole der erythrophilen Masse hat sich cyanophile Substanz angelagert; dies Verhalten erinnert an einzelne Befunde von HERMANN (27), LÖNNBERG (45), STOLNIKOW (62), FRENZEL (21) und in neuester Zeit von LIST (44). Letztgenannter Autor bildet dort auch ein Ei von *Pholas dactylus* in Fig. 18 ab, wo die eigenthümliche Verlagerung statt hat, nur dass dort die Substanzen die umgekehrte Tinktion zeigen. Auf welche Weise die blau gefärbte Partie wuchs, ist während der ganzen Dauer ihrer Existenz nicht wahrzunehmen. Das Nährmaterial wird auch hier nie in kompakter, sondern höchst wahrscheinsich in gelöster Form aufgenommen. Anders verhält es sich dagegen mit dem erythrophilen Bestandtheil des großen Nucleolus. Mit ihm verschmelzen die erythrophilen Nebenkeimflecke. Letztere bilden also in dem letzten Theil der Eibildung die Hauptzufuhr für diese Partie. Fig. 44 veranschaulicht die soeben besprochenen Verhältnisse. Ein kleiner Nebenkeimfleck konnte in der Zeichnung nicht wiedergegeben werden, er liegt nämlich gerade über dem erythrophilen Gebilde an der linken Seite des Hauptkeimflecks und war nur bei sehr hoher Einstellung sichtbar. Der rechts gelegene, größere Nebenkeimfleck ist gerade im Begriff sich an jenen anzulegen, während der linke, kleinere von demselben noch vollkommen isolirt ist. In den vorhergehenden Schnitten ist im Keimbläschen noch ein umfangreicherer Nebenkeimfleck anzutreffen. Die größte Menge der erythrophilen Partie des Hauptkeimfleckes befindet sich erst im nächstfolgenden, noch ein kleiner Theil desselben im vorhergehenden Schnitte. Was die Anwesenheit der bereits weiter oben erwähnten Vacuolen in dem blau tingirten Abschnitte betrifft, so möchte ich auf die Fig. 45—47 verweisen. Die

Kernkörper dieser Abbildungen gehören nun auch gleichzeitig den ältesten Eizellen an. Sie sind willkürlich herausgegriffen, um die Mannigfaltigkeit ihrer Gestaltung zu zeigen. Die Fig. 46 und 47 stellen den Nucleolus eines und desselben Keimbläschens dar, und zwar Fig. 46 bei hoher und Fig. 47 bei tiefer Einstellung. Erwähnenswerth wäre noch die Anwesenheit eines weiteren kleinen, erythrophilen Nebenkeimfleckes. Es wurde unterlassen, ihn abzubilden, da er zu weit entfernt vom Hauptkeimfleck lag.

Henneguy (26) bildete eine von Balbiani entworfene, aber noch nicht veröffentlichte Zeichnung auf p. 105 in Fig. 53 ab, die mit meinem Befunde übereinstimmt.

Auch Korschelt (36) beschrieb, dass der Kernkörper bei *Epeira diademata* aus einer Anzahl verschieden großer Kugeln bestände (cf. l. c. Taf. IV, Fig. 79), »deren jede eine keimfleckartige Struktur zeigte, d. h. mit Vacuolen versehen wäre«. Diese Angabe kann ich also nach meinen Präparaten nur bestätigen. Sodann möchte ich bei dieser Gelegenheit noch auf Korschelt's Fig. 80 und 79 auf Taf. IV hindeuten. Dort ist an dem Keimfleck deutlich eine centrale Masse von den »Kugeln« zu unterscheiden; sie entsprechen offenbar der cyanophilen Substanz in meinen Abbildungen.

In den allerältesten unreifen Eiern, die bekanntlich einen noch größeren Umfang erreichen, aber in dem untersuchten Ovarium nicht vorgefunden wurden, waren noch die erythrophilen Keimflecke anzutreffen, jedoch in geringerer Zahl. Dies steht wieder in völligem Einklang mit der von Korschelt (l. c. p. 57) gegebenen Beschreibung. Nach ihm »zeigt sich der Keimfleck in den größten Eiern als ein centraler, kugelförmiger Körper (mit mehreren Vacuolen), welchem noch immer kleinere Partikel angelagert sind«.

Von Leydig (43) liegen noch Angaben über Kernkörper der Spinnen vor. Im einfachsten Falle weist das Keimbläschen einen einzigen größeren solchen Nucleolus auf, welcher das Bild eines Knäuels darbietet. Sodann kann das Keimbläschen Nucleolen von deutlich zweierlei Art beherbergen: Die einen davon sind »groß, rundlich und dunkelrandig, die anderen klein, blass und von mattkörnigem Wesen«. Diese letzteren entsprechen offenbar den von mir bei *Epeira diademata* gesehenen Nebenkernkörpern.

Der Nucleolus im Ei von *Phalangium opilio* wurde von Balbiani (2) als ein schaumiges, von zahlreichen Vacuolen durchsetztes Gebilde geschildert. Einige von diesen Vacuolen springen in Gestalt eines Bläschens über die äußerste Schicht der Nucleolarsubstanz hervor.

Ähnliches findet **Balbiani** bei den meisten Spinnen; mir scheint dies gerade für *Epeira diademata* im Stadium der Fig. 45—47 zutreffend zu sein.

Tegenaria domestica.

Das Auftreten und die Umbildung der Keimflecke der Hausspinne, *Tegenaria domestica*, ist eine völlig abweichende von derjenigen der bisher untersuchten Objekte. Während bei letzteren doch wenigstens nur für eine kurze Zeit, sei es am Anfang oder gegen das Ende der Eibildung, ein verhältnismäßig großer Keimfleck im Keimbläschen vorhanden war, wie wir gesehen haben, fand ich bei dieser Spinne durch alle Phasen der Eibildung hindurch, auch nicht einmal für kurze Zeit oder ausnahmsweise einen einzigen größeren Nucleolus, sondern es waren deren stets mindestens zwei bis drei vorhanden. In den meisten Stadien der Wachsthumsperiode findet sich eine beträchtliche Anzahl Nucleolen vor.

Im jüngsten Stadium, welches mir vorlag, zeigten sich schon mehrere, deutlich blau tingirte Keimflecke von verschiedenem Umfange, die gewöhnlich eine fast ihr ganzes Innere ausfüllende Vacuole beherbergten. In dem in Fig. 49 abgebildeten Keimbläschen schien es mir, als ob unterhalb der beiden cyanophilen Keimflecke noch zwei kleinere Partikel mit undeutlichen Umrissen lagen, welche sich ebenfalls blau färbten; sie sind jedoch von so geringer Größe, dass es nicht möglich ist, ein entscheidendes Urtheil über ihre eigentliche Färbung abzugeben. Ich habe sie in der Abbildung wenigstens anzudeuten versucht. In dem wachsenden Keimbläschen taucht nun eine größere Zahl von Keimflecken auf. In Fig. 50 konnten zwei solcher Nucleolen vom vorhergehenden Schnitte, die an Umfang dem größten gleichkommen, ihrer Lage wegen nicht in die Abbildung aufgenommen werden; dies Ei enthält also sechs cyanophile Keimflecke.

Man bemerkt oft noch kleinste Körnchen, welche sich einigermaßen scharf vom Chromatinnetz abheben, jedoch nicht in Folge ihrer differenten Tinktion, sondern dadurch, dass sie scharf abgerundet sind. Diese verschmelzen allmählich mit den cyanophilen Nucleolen; hierauf deuten wenigstens zahlreiche Anlagerungen ihrerseits an jene hin.

Geht man einen Schritt weiter in der Ausbildung der unreifen Eier, so ist nur zu bemerken, dass die Menge der cyanophilen Keimflecke noch im Zunehmen begriffen ist; ihre Anzahl ist in den einzelnen Eizellen eine gänzlich verschiedene. So zählte ich in einer solchen, die sich kurz vor dem in Fig. 51 wiedergegebenen Stadium befand, ca. 22 Nucleolen, welche allein auf einem Schnitte lagen. Die Menge der Keimflecke eines Keimbläschens ist also sehr groß. Eine genaue Zählung derselben würde aus zwei Gründen ziemliche Schwierigkeiten bereiten. Erstens sind sie nämlich so dicht an einander gelagert, dass oft eine Abgrenzung der einzelnen von einander nicht mit Sicherheit zu unterscheiden ist. Sodann würde man sehr häufig in Verlegenheit gerathen, ob man die kleinen, in Umwandlung begriffenen Körnchen als cyanophile oder erythrophile Kernkörper aufzufassen hätte, denn gerade in derartigen Keimbläschen sieht man deutlich, dass, je kleiner die Kernkörper sind, sie desto mehr zur Erythrophilie neigen. Gewöhnlich weisen die cyanophilen, kleinen Kernkörper eine verhältnismäßig große Vacuole in ihrem Inneren auf; so lange sie sich erythrophil verhalten, war dies nicht zu konstatiren.

Ähnliche multinucleoläre Zustände kehren in den ältesten unreifen Eiern, welche mir zu Gebote standen, wieder und wurden in den Fig. 53 und 54 veranschaulicht.

In noch älteren Keimbläschen (Fig. 51) findet man sodann schon einige größere, blau tingirte Keimflecke von unbestimmter Zahl, gewöhnlich drei bis fünf. Sie entstehen dadurch, dass die soeben erwähnten, zahlreichen kleinen Kernkörper sich allmählich an einander lagern, um eine Verschmelzung einzugehen. Es sind noch immer viele kleine Keimflecke anzutreffen, welche ebenfalls allmählich von den großen aufgenommen werden. Das in Fig. 51 abgebildete Ei wies in einem anderen Schnitte noch gegen 25 solcher Gebilde auf.

Fig. 52 zeigt, dass die Verschmelzung weiter vor sich gegangen ist.

Balbiani's (3) Abbildungen von Eiern der *Teg. domestica* (cf. l. c. Taf. II, Fig. 1—14) erläutern ebenfalls sehr deutlich, wie das Keimbläschen zunächst von vielen kleineren Nucleolen erfüllt ist, die späterhin verschmelzen.

Häufiger tritt die cyanophile Substanz nur zu zwei Keimflecken vereinigt auf, in diesem Ei sind deren drei vorhanden, welche sich durch ihren bedeutenden Umfang auszeichnen. Man sollte nun, wenn man den Entwicklungsgang der vorher untersuchten Keimzellen in Betracht zieht, annehmen, dies seien diejenigen Eier, die ganz kurz vor der Reife stehen; auffallender Weise verhält sich dies aber nicht so, sondern jetzt machen die Keimflecke noch Veränderungen durch, welche im Vergleich mit den bisherigen Befunden als recht überraschende zu bezeichnen sind. Es findet nämlich jetzt eine Auflösung der großen Keimflecke statt, welchen Vorgang Fig. 53 veranschaulichen soll. Ein derartiger Zerfall ist schon von so vielen Autoren an Kernkörpern der verschiedensten Zellen beobachtet worden, dass es mich zu weit führen würde, auf die einzelnen Fälle einzugehen. Nur eine hierher gehörige Beobachtung von Böhmig möchte ich nachher erwähnen, da dieselbe auf Tinktionsveränderungen der Zerfallprodukte hinweist, und die vom Keimfleck von *Tegenaria domestica* losgelösten Stücke in dieser Hinsicht ebenfalls ein anderes Verhalten zeigen als der zuvor kompakte Nucleolus. Dieselbe merkwürdige Thatsache ergiebt sich bei diesem Vorgange wieder, wie zuvor bei dem Auftreten der Nucleolen, nämlich, je kleiner die sich loslösenden Partikel sind, desto mehr neigen sie zur Erythrophilie, nur mit dem Unterschiede, dass im Anfange der Eibildung verhältnismäßig kleinere Kernkörper eine ausgesprochene blaue Tinktion zeigten, während hier ziemlich große Stücke schon einen Mischton zwischen Blau und Roth annehmen; außerdem sind gewöhnlich selbst die umfangreicheren Stücke nicht rund, sondern unregelmäßig gestaltet, ferner beherbergen die kleinen und mittleren Körper keine Vacuolen, beides im Gegensatz zu den heranwachsenden Keimflecken (Fig. 49). Gerade das Fehlen von Vacuolen ist für diese Zerfallprodukte recht charakteristisch. Wenn man die Schnittserie durchsieht, so stellt es sich heraus, dass in solchen älteren Keimbläschen so viele Theilstücke vorhanden sind, dass man auf ihre Zählung verzichten muss. Nach Böhmig (9) tingirt sich das in gewissen Stadien der Eibildung kugelig kompakte Kernkörperchen von *Stichostemma graecense*, welches später eine maulbeerförmige Gestaltung annimmt, so lange es in diesen beiden Formen auftritt, bei Anwendung von Hämatoxylin-Safranin oder der Biondi-Ehrlich'schen Flüssigkeit tief roth (cf. l. c. Taf. XVII, Fig. 51 und 52). Alsbald hat jedoch ein Zerfall dieses Kernkörpers in eine Anzahl kleiner kugeliger Körper statt. Letztere jedoch färben sich nach Anwendung derselben Tinktionsmittel blau mit einem Stich ins Violette (cf. l. c. Taf. XVII, Fig. 54) beziehungsweise blaugrün mit einem Stich ins Rothe. Es weist dieses Verhalten der Bruchstücke immerhin eine entfernte Ähnlichkeit mit meinem Befunde bei *Tegenaria* auf.

In der Fig. 54 ist der Zerfall vielleicht noch deutlicher zu sehen. Von dem noch erhaltenen größeren Klumpen hat sich ein rundliches, größeres Stück abgetrennt, während in der Mitte bereits, vielleicht durch das Auftreten der Vacuole eingeleitet, eine weitere Theilung bevorsteht. Rechts von dem sich auflösenden Nucleolus sieht man andere, schon sehr klein gewordene Theilungsprodukte.

Wir haben also hier für *Teg. domestica* zu konstatiren, dass sich die Nucleoli im Laufe der Eibildung zunächst alle zu zwei bis drei äußerst umfangreichen Keimflecken vereinigen, um, wenn dies erreicht ist, den umgekehrten Process durchzumachen, d. h. wieder zu zerfallen. Leider bildet BALBIANI in der vorher citirten Arbeit von den ältesten unreifen Eiern nicht mehr die Keimbläschen mit ab, sondern nur den Dotterkern, da es ihm bei seinen Untersuchungen nur auf die Entstehung des letzteren ankommt.

Dolomedes fimbriatus.

Sehr verschieden nicht nur von den früher geschilderten Mollusken, sondern auch von den bisher untersuchten Spinnen ist das Verhalten der Nucleolarsubstanzen bei *Dolomedes fimbriatus*. In den jüngsten Eiern erscheint das Keimbläschen, um zunächst seinen Habitus allgemein zu charakterisiren, dunkel durch das Chromatin, welches in unregelmäßigen Bröckchen in seinem Inneren vertheilt ist. Später findet man das Keimbläschen heller tingirt (Fig. 58—60).

Was die Keimflecke betrifft, so ist Folgendes zu bemerken. In den jüngsten Stadien fand ich stets nur einen solchen vor. Jedoch zeigt die Doppelfärbung mit großer Deutlichkeit, dass er sich aus beiden chromatophilen Substanzen zusammensetzt (Fig. 55); die cyanophile Substanz überwiegt an Masse, gewöhnlich in einem noch höheren Maße, als gerade bei dem in der Fig. 55 wiedergegebenen Ei. Es ist also bei *Dolomedes fimbriatus* und *Epeira diademata* in diesen jüngsten Stadien eine gewisse Ähnlichkeit unverkennbar. Das Folgestadium bietet aber schon gänzlich andere Verhältnisse dar (Fig. 56). Es ist jetzt die Anwesenheit von zwei tinktionell verschiedenen Kernkörpern zu konstatiren. Trotz der genauesten Durchsicht der mir zur Verfügung stehenden Schnitte ist es mir nicht möglich, über die Entstehung des kleinen erythrophilen Nucleolus etwas anzugeben. Allerdings bin ich der Ansicht, dass man die Bildung von manchen Keimflecken nur am lebenden Objekt, nicht an konservirtem Material mit völliger Sicherheit feststellen kann, was mir hier zutreffend zu sein scheint. Ich denke mir, dass sich in solchen Fällen der betreffende Kernkörper als Folge irgend eines chemischen Processes, dessen Ursache in physiologischen Vorgängen der Zelle zu suchen ist, als ein außerordentlich kleines Tröpfchen im Inneren des Keimbläschens ausscheidet. So sahen wir das plötzliche Auftauchen eines erythrophilen Keimfleckes schon bei *Limax maximus* (Fig. 15), und das der Anfangs kleinen Nebennucleolen bei *Ep. diademata* (Fig. 40) und werden es noch bei einer anderen Form, *Drassus quadripunctatus*, zu konstatiren haben. Wenn ich nach dem mir vorliegenden Material urtheilen darf, so ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die erythrophile Masse im Stadium der Fig. 55 sich von der cyanophilen Substanz loslöst, um dann unabhängig von dieser als selbständiger Nucleolus im Keimbläschen zu persistiren. Die große Nähe des neu entstandenen Körpers zum cyanophilen Keimfleck machte eine solche Annahme recht wahrscheinlich, doch als ich daraufhin die Schnitte durchmusterte, bemerkte ich, dass es sich ebenfalls in den ältesten, wie in mittleren Stadien, gelegentlich in der unmittelbaren Nähe des großen Kernkörpers befand. Eine direkte, innige Berührung beider habe ich nicht gesehen. Über dieses kleine Gebilde wäre des Weiteren wenig zu sagen; es ist stets vorhanden, von homogener Beschaffenheit und wächst ebenfalls mit zunehmendem Alter der Eizelle und ist noch in den ältesten Keimbläschen anzutreffen. In den jungen Eiern macht sich ein heller Hof in der Umgebung des kleinen Nucleolus bemerkbar (Fig. 56), wie dies von *Ep. diademata* bereits erwähnt wurde.

Auf welche Art und Weise beide Nucleolen an Masse zunehmen, entzieht sich jeglicher Beobachtung, da von Substanzanlagerungen an dieselben, etwa wie bei *Helix pomatia* oder *Ep. diademata* nichts zu bemerken ist.

Über die Umbildungen, welche der cyanophile Keimfleck erfährt, ist auch nur noch wenig zu sagen, und kann ich die diesbezüglichen Angaben Korschelt's (36) nur bestätigen. Es treten nämlich im wachsenden großen Kernkörper, wenn er sich etwa im Alter des in Fig. 57 abgebildeten befindet, gelegentlich einige Vacuolen auf. In etwas weiter vorgeschrittenen Eiern (Fig. 58) trifft man dann in diesem Nucleolus immer eine unbestimmte Anzahl von Vacuolen; eine derselben zeichnet sich gewöhnlich schon jetzt durch ihre Größe aus. In den Keimflecken, welche sich zwischen den beiden in Fig. 58 und 59 abgebildeten Eiern befinden, ist stets eine äußerst umfangreiche Vacuole zu bemerken. Sie ist gewöhnlich in den älteren Stadien (Fig. 59) von so beträchtlichen Dimensionen, dass sie den Inhalt des Kernkörpers zum größten Theil ausfüllt. Offenbar ist sie allmählich durch Zusammenfließen der anderen, kleineren Vacuolen entstanden. Sie liegt niemals central, sondern stets der

Peripherie des Keimfleckes genähert, so dass an der entsprechenden gegenüberliegenden Seite der aus der Substanz des Kernkörpers bestehende Saum breiter ist. In diesem Rest der Nucleolarmasse finden sich noch einige Vacuolen von verschiedenem Umfange. Diese verschmelzen, wie ich gleich hier erwähnen möchte, späterhin ebenfalls mit der großen Vacuole, was ein Blick auf die Fig. 60 bestätigt. Der Inhalt dieser großen Vacuole wird von einer sehr fein granulirten Substanz erfüllt, welche durch das Boraxkarmin sichtbar gemacht wird. Ähnliches hat auch schon KORSCHELT (l. c.) in Fig. 93 auf Taf. IV angedeutet.

In den Keimflecken der ältesten Eier hat die Vacuole eine noch größere Ausdehnung erlangt; die Substanz des Nucleolus stellt gleichsam die Wandung einer Hohlkugel dar, welche ziemlich dünn ist und an einer Seite der Kugel noch etwas breiter sein kann als an der anderen. Was den Inhalt dieser Hohlkugel betrifft, so wäre zu bemerken, dass er jetzt vielleicht um ein Weniges gröber erscheint als zuvor.

FLODERUS' (18) Befunde an Eiern von *Ciona intestinalis* scheinen auf ähnliche Verhältnisse hinzuweisen. Nach ihm hat in den ältesten (cf. l. c. Taf. X, Fig. 17) Ovarialeiern die Vacuole oft eine so große Ausdehnung, dass sie das Volumen des Nucleolus zum größten Theil einnimmt, so dass in der Peripherie nur eine schmale Zone übrig bleibt. Verfasser würde diese Randschicht der von JULIN (25) bei *Styelopsis* beschriebenen »paroi propre« vergleichen, wenn sie sich nicht im Gegensatze zu der von ihm beschriebenen Membran, die »entièrement achromophile« ist, als färbbar erwiesen. Es weist nun *Ciona intestinalis* noch eine Anzahl fester, lichtbrechender Körnchen auf (cf. l. c. Fig. 17), welche FLODERUS für durch die Fixirung entstandene Coagulationsprodukte hält. Diese Bemerkung veranlasst mich, zu erwähnen, dass ich gelegentlich in der großen Vacuole ein Gebilde vorfand, welches ich als ein zufällig in das Innere hineingerathenes Partikelchen der Keimfleckwandung anspreche, ein Vorkommnis, welches leicht beim Schneiden verursacht wird. Einen ähnlichen Bau, wie den soeben beschriebenen fand PFLÜCKE (51) zuweilen bei Kernkörpern der Nervenzellen von Gastropoden. Die Vacuolen erlangen dort, »wenn sie in der Einzahl vorhanden sind, nicht selten eine derartige Ausdehnung, dass selbst die Masse des Nucleolus bis auf einen schmalen Randstreifen verschwunden sein kann«. Verfasser bemerkt ausdrücklich, dass ein derartiges Aussehen nicht nur die Kernkörper in konservirtem, sondern auch in frischem Material darboten. (Hierzu vergleiche l. c. Taf. XXVII, Fig. 11*a*.) VICTOR CARUS (6) bildet einige Keimflecke von *Micrommata smaragdula* ab (l. c. Taf. IX, Fig. 20*a* und *b*), welche hohl sind und in ihrer Beschaffenheit an eine gewisse Dotterkernbildung erinnern (l. c. Fig. 13 *g*, Taf. IX). MÉREJKOWSKY (48, p. 103) beobachtete im Keimfleck von *Obelia* ebenfalls eine bis zu einem gewissen Stadium zunehmende Vacuole, die allerdings später nicht mehr vorhanden ist.

Drassus quadripunctatus.

Die jüngsten Eizellen von *Drassus quadripunctatus* weisen zwei ungleich große cyanophile Kernkörperchen auf, wie aus der Fig. 61 hervorgeht. Recht häufig finden sich Zellen, die man vielleicht nach ihrer Größe als ein klein wenig älter ansprechen könnte (Fig. 62). Diese besitzen stets einen langgestreckten, großen Nucleolus, welcher offenbar das Verschmelzungsprodukt der erwähnten Keimflecke darstellt. Bis etwa zu einem Stadium, welches Fig. 63 zeigt, ist nun stets eine unbestimmte Anzahl cyanophiler Keimflecke vorhanden. Dieselben entsprechen in ihrer Größe dem betreffenden Alter des Eies. In der durch diese Figur wiedergegebenen Eizelle geht offenbar eine Verschmelzung der Nucleolen vor sich. Das erythrophile Chromatin zeigt noch bis zum folgenden Stadium eine eigenthümlich regelmäßige Anordnung im Keimbläschen, welche demselben ein ähnliches Aussehen verleihen, wie es den jüngeren Keimbläschen von *Dol. fimbriatus* zukommt (Fig. 63). Es tritt nämlich überall der Form nach in gleichmäßigen Bröckchen auf, die ziemlich dicht neben einander liegen. Bei *Dol. fimbriatus* ändert sich nur diese Art der Vertheilung des Chromatins früher als bei *Drassus quadripunctatus.*

Geht man einen Schritt in der Eibildung weiter (Fig. 64), so bemerkt man, dass sich die cyanophile Substanz zu einem größeren Kernkörper vereinigt. Es kann auch jetzt gelegentlich ein selbständiger, cyanophiler Keimfleck außer dem größeren vorkommen; späterhin ist jedoch stets nur die Anwesenheit des größeren Nucleolus im Keimbläschen zu konstatiren. Dieser lässt bald eine Sonderung aus den zwei tinktionell verschieden reagirenden Substanzen erkennen, was aus der nächstfolgenden Abbildung, Fig. 65, ersichtlich ist. In diesem Alter ist dann stets ein noch kleiner, erythrophiler Kernkörper dem Keimbläschen eigenthümlich, welcher mit dem wachsenden Ei ebenfalls etwas an Umfang zunimmt, und wieder möchte ich auf die Verhältnisse bei *Dol. fimbriatus* hinweisen, wo gleichfalls neben dem großen, cyanophilen Nucleolus ein kleinerer, blasserer existirt; ein Unterschied besteht nur darin, dass besagter Keimfleck dort bereits viel früher auftritt und sich viel intensiver tingirt, als hier, wo er stets ein blasses Aussehen bewahrt. Ich möchte über ihn nur hinzufügen, dass er noch in den ältesten unreifen Eiern gegenwärtig ist.

Hier möchte ich eine Schilderung von FLODERUS (18) einfügen, welche ebenfalls Nebennucleolen bei *Ciona intestinalis* betrifft. Nach ihm tauchen oft in den etwas älteren Keimbläschen außer dem großen Nucleolus noch ein oder mehrere kleinere auf. Gewöhnlich aber ist nur ein Nebennucleolus vorhanden. Dies Verhalten erinnert an dasjenige von *Dol. fimbriatus* und *Drassus quadripunctatus*. Nach FLODERUS beherbergen jedoch bei seinem Objekt nicht alle Keimbläschen solche Kernkörper. In den allerersten Stadien, wo die Eier noch im Keimepithel liegen, sind sie nicht gegenwärtig, werden aber bald darauf in einzelnen Eiern angetroffen: »Jedoch enthalten bei Weitem nicht alle Eier solche Körper.« Bei den zuletzt genannten Spinnen ist dieser Keimfleck konstant anwesend, bei *Drassus quadripunctatus* sah ich, allerdings ganz ausnahmsweise, sogar zwei solcher Gebilde. Auch bei *Ciona intestinalis* liegen diese kleinen Nucleolen im Allgemeinen in der unmittelbaren Nähe des großen (l. c. Taf. X, Fig. 17) und sind erheblich kleiner als jener, da sie nur selten dessen halben Durchmesser erreichen (l. c. Fig. 12). In vereinzelten Fällen erlangen sie indessen nahezu die Größe des Hauptnucleolus. Scheinbar enthielten dann solche Eier zwei Hauptkeimflecke. Dies habe ich bei den beiden Spinnen niemals beobachtet. Bei *Ciona intestinalis* treten auch in keinem späteren Stadium mehr als zwei Nebenkörper auf, während ROULE (55) behauptet, dass letztere später an Zahl zunehmen (fünf bis sechs). ROULE selbst bildet in einer späteren Arbeit (56) niemals eine größere Anzahl, wie zwei »nucléoles secondaires« als in einem Keimbläschen vorkommend, ab (cf. l. c. Pl. VIII, Fig. 80 *5*).

Erwähnenswerth ist noch, dass FLODERUS bei *Clavellina lepadiformis* als der einzigen Form, trotz genauer Durchmusterung mehrerer Schnittserien verschiedener Ovarien keine Nebennucleolen hat vorfinden können. Diese Angabe stimmt völlig überein mit den Beobachtungen VAN BENEDEN's und JULIN's (6) an *Clavellina Rissoana*. Interessant ist die Angabe von FLODERUS, dass der kleine Nucleolus bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin eine entschiedene Affinität für das Eosin zeigt. Wenn nach ihm bisweilen eine gleichmäßige Aufnahme beider Farbstoffe stattfindet, so ist hieran meiner Ansicht nach allein das Hämatoxylin Schuld, ein Farbstoff, der für eine zuverlässige Tinktion von Nucleolen absolut untauglich ist, so weit wenigstens meine Erfahrungen reichen.

Folgen wir nun dem Entwicklungsgange der Eier von *Drassus quadripunctatus* weiter, so ist in etwas älteren Keimbläschen (Fig. 66) für den großen Kernkörper immer eine Zusammensetzung aus den zwei chromatophilen Substanzen charakteristisch. Was die Verlagerung derselben zu einander betrifft, so fand ich keine Regelmäßigkeit vor; zumeist kehrt die Anordnung der Substanzen in dreierlei Gestalt wieder. Die erste Form, welche entschieden die häufigste zu nennen ist, giebt Fig. 67 wieder. Sie stellt gleichzeitig das älteste unreife Ei dar, welches zur Beobachtung gelangte. An drei Stellen der Peripherie hat der Kernkörper seine Affinität für das Methylgrün behalten; die gesammte andere Partie verhält sich cyanophil. In beiden chromatophilen Massen sind Vacuolen von wechselnder Zahl vorhanden.

Als ich den ersten derart beschaffenen Keimfleck zu Gesicht bekam, glaubte ich sicherlich, ein solches Bild wäre ein Kunstprodukt, hervorgerufen durch die extrahirende Wirkung des Alkohols. Diese Vermuthung wies ich jedoch bald zurück, als ich auf den verschiedensten Objektträgern immer dasselbe Bild wiederkehren sah. Um aber vollends sicher zu gehen, dass hier keine Täuschung obwalte, untersuchte ich die nur mit Boraxkarmin behandelten Präparate. Durch sie konnte ich mich dann völlig davon überzeugen, dass thatsächlich die entsprechenden drei Partieen aus anderer Substanz als der übrige Nucleolus bestehen müssten (Fig. 68). Dieselben nahmen den Farbstoff viel intensiver auf als der Rest des Nucleolus, welcher sich verhältnismäßig nur schwach tingirte. Es kann kaum zweifelhaft sein, dass man es hier mit zwei verschiedenen Substanzen zu thun hat, welche eigenthümlich regelmäßig angeordnet sind.

Sehr oft bemerkte ich dann eine Anordnung, welche nur zwei cyanophile Partieen, häufig auch eine, welche sogar vier solche an einem Keimfleck zeigte; letzteres ist bei dem in Fig. 69 abgebildeten Keimfleck der Fall.

Was das Größenverhältnis dieser sich blau tingirenden Abschnitte betrifft, so fiel es mir auf, dass mit der geringeren Zahl ihr Volumen zunahm. Es ist dies also eine weitere Komplikation im Bau des Kernkörpers, deren Bedeutung vorläufig dunkel erscheint.

Bei *Drassus* liegt im Keimbläschen sehr häufig noch ein Klumpen erythrophilen Chromatins von ziemlichem Umfange; da seine Zusammensetzung aus kleinsten Chromatinpartikelchen deutlich zu erkennen ist, und er durch keinen Kontour begrenzt wird, kann man diese chromatische Anhäufung nicht als einen Kernkörper ansprechen.

Zusammenfassung.

Als Resultat ergiebt sich Folgendes:

Bei allen untersuchten Objekten finden sich vielleicht mit Ausnahme von *Teg. domestica* im Laufe der Ausbildung des unreifen Eies zwei deutlich verschiedene chromatophile Nucleolarsubstanzen. Dieselben bilden entweder Bestandtheile eines großen Kernkörpers, oder kommen als selbständige Keimflecke vor. Es ist schließlich auch *Teg. domestica* eine in gewissem Grade erythrophile Masse in Form kleinster Nucleolen nicht abzusprechen.

Die Keimflecksubstanz, welche sich in den hier behandelten Fällen stets cyanophil verhält und offenbar dem »Paranuclein« nach O. Hertwig entspricht, ist bei diesen Thieren stets in allen Phasen der Eibildung anzutreffen, nicht so die erythrophile, welche zuweilen in den jüngsten Eiern fehlt, so bei *Helix pomatia*, *Limax maximus*, *Unio batavus*, *Teg. domestica* und *Drassus quadripunctatus.* Aus diesem Grunde darf man annehmen, dass die cyanophile Substanz in der Eizelle die wichtigere von beiden darstellt. Sie ist ferner als die ursprünglichere von beiden zu bezeichnen, da sie zumeist in Gestalt von ein oder mehreren Nucleolen sogar schon in den jüngsten Primordialeiern vorhanden ist.

Das Erscheinen der erythrophilen Substanz fällt, wie wir sahen, bei den einzelnen Thieren auf ganz verschiedene Zeitpunkte. Im jüngsten Eistadium bereits gegenwärtig war sie nur bei *Epeira diademata* und *Dol. fimbriatus.* Frühzeitig zeigte sie sich bei *Limax maximus* und *Unio batavus* und auch, wenn man so will, bei *Teg. domestica.* In einem bereits verhältnismäßig weit vorgeschrittenen Eistadium war ihre Anwesenheit bei *Drassus quadripunctatus* zu konstatiren, und sogar erst gegen das Ende der Eibildung erschien sie bei *Helix pomatia.*

Die Art und Weise der Bildung der cyanophilen Substanz ist nicht sicher zu beobachten, da, wie ich zuvor bemerkte, diese Masse schon in den jüngsten Eizellen angetroffen wird. Ihre Zunahme bezw. ihr Wachsthum ist bei *Hel. pomatia* dadurch zu erklären, dass feinste, chromatische Partikelchen, die sich cyanophil verhalten, plötzlich hier und da im Keimbläschen auftauchen; sie verschmelzen mit einander zu größeren Nucleolen, welche sich ihrerseits schließlich alle zu einem großen, cyanophilen Keimfleck vereinigen. Ähnliche Verhältnisse sehen wir bei *Teg. domestica* wiederkehren, nur ist dort das Resultat der Verschmelzungen nicht ein einziger, äußerst umfangreicher Keimfleck, wie bei *Helix pomatia*, sondern es entstehen zwei bis drei größere Kernkörper. Ferner halte ich es nicht für ausgeschlossen, dass die bereits größeren, cyanophilen Nucleolen außerdem gelegentlich kleinere Klümpchen des im Keimbläschen vertheilten Chromatins aufnehmen. Dafür sprechen Bilder, wie ich sie in den Figuren 4, 5, 6, 9 und 11 wiedergab. In ähnlicher Weise wird man sich wohl das Wachsthum dieser kleinen, cyanophilen Körnchen zu denken haben, nur dass das Verhältnis der Größe dieser feinsten chromatischen Partikelchen zu den blau gefärbten Körnchen natürlich das entsprechende bleibt und in Folge dessen der Beobachtung äußerst schwer, oder gar nicht zugänglich ist. Auch bei *Limax maximus* waren Keimflecke vorhanden, die einen derartigen Saum von rothen Chromatinpartikelchen, wie bei *Helix pomatia*, besaßen (Fig. 17 und 18 besonders 20—22). Von einer Ausziehungserscheinung kann hier nicht die Rede sein, denn sonst müsste der erythrophile Saum homogen erscheinen; man kann aber deutlich einzelne rothe Chromatinbrocken unterscheiden. Bei *Limax maximus* erfolgt das Wachsthum des cyanophilen Keimfleckes also höchstwahrscheinlich nur durch Aufnahme der andersartigen Substanz, denn derselbe ist stets nur in der Einzahl vorhanden, kann also von cyanophiler Substanz, die ja nirgends im Keimbläschen vorkommt, eine Zufuhr nicht erlangen. Bei *Unio batavus* habe ich einen solchen, sich roth tingirenden Saum wohl auch vorgefunden, hier war jedoch unzweifelhaft eine Auszieherscheinung zu konstatiren. Auch bei diesem Objekt hat man an konservirtem Materiale keinen Anhalt, auf tinktionellem Wege die Zunahme seiner Masse erklären zu können. Ähnliches gilt für *Dol. fimbriatus* und *Drassus quadripunctatus*, wo dieselben Zustände wiederkehren. Bei *Epeira diademata* werden offenbar die erythrophilen Nebenkeimflecke, welche sich späterhin dem cyanophilen Hauptkernkörper dicht anlegen, von diesem aufgenommen und vergrößern seinen Umfang. Die Art und Weise ihrer Zunahme vor dem Auftreten dieser Nebennucleolen entzieht sich, wenigstens auf tinktionellem Wege, jeglicher Beobachtung. Das Auftreten und die weitere Ausbildung der erythrophilen Substanz ist bei den einzelnen hier untersuchten Formen eine völlig verschiedene. Bei *Limax maximus* sehen wir schon bei einem sehr jungen Ei (Fig. 15) einen kleinen, sich roth färbenden Keimfleck entstehen; er wächst offenbar auf Kosten des ebenfalls erythrophilen, fein vertheilten Chromatins zunächst nur wenig, um plötzlich ungefähr im Stadium der Fig. 18 jene eigenthümliche Umbildung zu erfahren, welche ich bereits früher beschrieb. An seiner Statt ist ein cyanophiler Keimfleck entstanden: dieser muss jenem ursprünglich erythrophilen seinen Ursprung verdanken, da seine Entstehungsweise sonst unerklärlich bleibt. Als Ersatz für diese verloren gegangene, roth reagirende Masse können wir bald darauf kleine Ansammlungen rother Partikelchen bemerken, die in eine unbestimmte Anzahl, häufig ziemlich großer, Nucleolen auswachsen (Fig. 24). Bei *Dol. fimbriatus* und *Drassus quadripunctatus* nimmt die erythrophile Substanz als kleinstes Kügelchen ziemlich unvermittelt ihre Entstehung. Sie verdankt ihr Wachsthum niemals geformten Bestandtheilen des Chromatins, da eine Anlagerung solcher nicht nachzuweisen ist. Diese kleinen Kernkörper müssen also auf Kosten des Keimbläscheninhaltes wachsen. Das Gleiche wäre über *Ep. diademata* zu sagen und, betreffs des Auftretens der kleinen Körper, auch über *Teg. domestica.* Bei letzterem Objekt erleiden dieselben jedoch mit zunehmendem Umfange eine Umbildung, indem sie allmählich immer mehr zur Cyanophilie neigen.

Bei *Unio batavus* wird die erythrophile Keimflecksubstanz nicht in einem so jungen Entwicklungsstadium (Fig. 31) gebildet. Sie tritt stets im Zusammenhange mit dem cyanophilen Keimflecke auf, an dem sie nach Art von Knospen hervorsprosst, während sie sich in den ältesten unreifen Eiern auch gelegentlich von jenem getrennt finden lässt. Zuletzt gewinnt sie entschieden die Oberhand (Fig. 36), ganz abgesehen von den überaus zahlreichen, kleinen, sich noch zuletzt bildenden Nucleolen, die im Farbenton theils dem des Keimfleckes, theils dem des netzförmig vertheilten Chromatins entsprechen.

Bei *Helix pomatia* liegen die Verhältnisse wiederum ganz anders. Dort zeigt erst das ältere Ei eine Differenzirung der Keimflecksubstanzen. Aber während wir bei einigen der untersuchten Thiere das erythrophile Element mehr oder weniger als selbständigen Keimfleck sahen, ist diese Substanz hier nur als ein kleiner Theil des Kernkörpers, als Calotte, vorhanden (Fig. 13).

Bei dieser Zusammenfassung ließ ich die Zugehörigkeit der behandelten Arten zu ganz verschiedenen Abtheilungen des Thierreiches unberücksichtigt, sondern betrachtete allein das morphologische Verhalten der Nucleolen.

Man hat aus der vorstehenden Darstellung bereits gesehen, dass ich hauptsächlich die Entstehung und Umbildung der Nucleolen zu verfolgen suchte und die Bedeutung dieser Vorgänge nur in so fern besprach, als sie für das morphologische Verständnis nöthig oder unerlässlich erschien. Was nun die Bedeutung der zweitheiligen Nucleolen oder der verschiedenartigen Nucleolarsubstanzen überhaupt betrifft, so ist diese, wie die Bedeutung der Nucleolen selbst, leider eine recht dunkle. Man hat zwar oft von Haupt- und Nebennucleolen gesprochen und ihnen eine verschiedenartige Bedeutung zugeschrieben (man vergleiche z. B. HAECKER's ausführliche Behandlung dieses Gegenstandes), ohne jedoch im Allgemeinen damit den Boden der Hypothese verlassen zu können. Es liegt nicht in meiner Absicht den bisher geäußerten Vermuthungen weitere hinzuzufügen; hinweisen möchte ich nur noch auf die auch von mir beobachtete Thatsache, dass, wie bei anderen Arten, auch bei Limax der Nucleolus offenbar nicht zur Ausbildung des Chromatins verwendet wird. Wegen dieses Verhaltens verweise ich auf den Anhang.

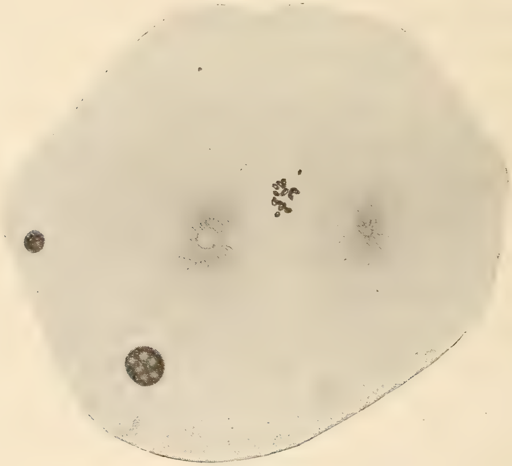
Beobachtungen über das weitere Schicksal des Nucleolus in den Eiern von Limax maximus.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde wiederholt darauf hingewiesen, dass das Studium der späteren Schicksale des Nucleolus in den Eiern der untersuchten Formen gewisse Schwierigkeiten bietet. Nun erhielt ich durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. J. MEISENHEIMER von zwei Nacktschnecken, nämlich von *Limax maximus* und *Arion empiricorum*, eine größere Anzahl Eier, welche er dem Uterus entnommen und für die Untersuchung der hier interessirenden Punkte sorgfältig konservirt hatte. Meinen Dank für diese Bemühungen möchte ich ihm auch an dieser Stelle aussprechen.

Bezüglich der Eier von Arion sei gleich hier erwähnt, dass in ihnen ein Hauptnucleolus niemals aufzufinden war, trotzdem ein reicheres Material als von Limax zur Verfügung stand. Der Hauptnucleolus, welcher bei Arion sehr ähnliche Gestaltungsverhältnisse, wie bei Limax zeigt, muss offenbar hier außerordentlich früh und weit eher als bei Limax einer Auflösung verfallen. Die Stadien, welche darüber hätten Aufschluss geben können, nämlich die mit dem schon in Umwandlung begriffenen Keimbläschen, waren unter dem Material nicht vorhanden, obwohl dasselbe Eier mit Keimbläschen und gut erhaltenen Nucleolen und andererseits mit der in Ausbildung begriffenen ersten Richtungsspindel aufwies.

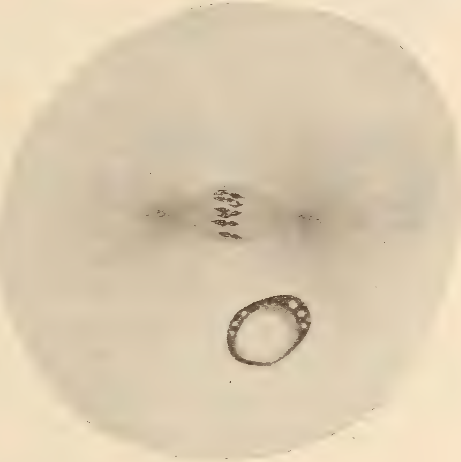
Bei Limax fand ich folgendes Verhalten:

Die jüngsten im Uterus enthaltenen Eier wiesen ein im Ganzen noch unverändertes Keimbläschen mit Membran und Nucleolen auf. Die beiden Substanzen, wie wir sie im ältesten Eierstocksei beobachteten, waren hier noch vorhanden. Jedoch musste ich auf das Resultat meiner Doppelfärbung verzichten, da ich nur einige wenige Präparate dieses Stadiums hatte, welche in Folge der mit ihnen unternommenen vielfachen Doppelfärbungsversuche eine differente Färbung nicht mehr zeigen konnten. Erst in diesen Eiern erschien es mir zweifellos, dass der große Nucleolus von äußerst vielen kleinen Vacuolen durchsetzt war, welches Verhalten sich vorher nicht so deutlich erkennen ließ. Die um Weniges älteren Eier zeigten bereits die Chromosome der ersten Richtungsspindel ausgebildet. Sie hatten sich jedoch noch nicht zur Äquatorialplatte formirt, sondern lagen oft ziemlich weit von einander getrennt im Eiplasma; hierbei waren die Strahlungen der Centrosome gewöhnlich deutlich sichtbar. Die Membran des Keimbläschens war nicht mehr vorhanden. In Eiern dieses Stadiums (cf. Fig. III) fand sich ein großer Keimfleck vor, dessen Habitus dem des Keimbläschenstadiums entsprach, nur fehlte von jetzt ab stets die Substanz, welche an Masse als die geringere auftrat. Der große Keimfleck stellte ein kugeliges Gebilde mit zahlreichen Vacuolen dar. Seine Lage im Eikörper ist gewöhnlich eine periphere. Während jedoch die Vacuolen früher fast alle annähernd gleich groß waren, machen sich bereits jetzt deutlich Größenunterschiede bemerkbar. Dieses Stadium kam mir öfter zu Gesicht. Die in Ausbildung begriffene Spindel mit weitabgelagertem Nucleolus fand ich in mindestens 25 Eiern auf. Ich muss hierbei erwähnen, dass ich in einem und zwar in dem hier (in Fig. III) abgebildeten Falle außer dem einen noch zwei andere, etwas kleinere Nucleolen neben der in Bildung be-


Textfig. III.

griffenen Spindel antraf. Da die Größendifferenz dieser Nucleolen keine sehr bedeutende, und ihre Struktur eine sehr übereinstimmende ist, nehme ich an, dass diese Kernkörper an Substanz nicht verschieden sind, sondern an Stelle eines größeren nur drei kleinere Nucleolen zur Ausbildung gelangten.

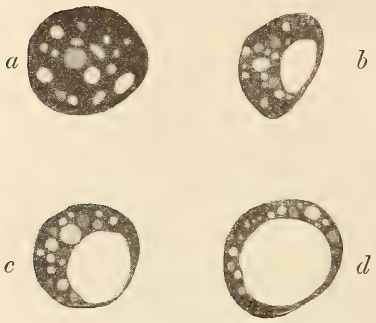
Interessant ist nun, dass sich der große Kernkörper in keiner Weise am Aufbau der Spindel betheiligt: Er ist nämlich im Stadium der fertig gebildeten ersten Richtungsspindel noch im Ei vorhanden (cf. Fig. IV).


Textfig. IV.

Ein ähnliches Verhalten der Nucleolen von Eizellen ist bereits von anderer Seite des öftern konstatirt worden. Einige mir bekannte diesbezügliche Beobachtungen möchte ich bei dieser Gelegenheit erwähnen. Kostanecki (38) giebt an, dass der kolossale Keimfleck bei *Myzostoma glabrum* während des Verlaufes der Richtungsmitosen im mittleren Zelltheile zu sehen ist. Dabei nimmt sein Umfang ganz allmählich ab unter Beibehaltung seiner rundlichen Gestalt. Je mehr sich die Furchungsmitose ihrem Ende nähert, desto mehr wird das Kernkörperchen gegen den vegetativen Eipol verdrängt, bis es schließlich in den sogenannten Dottersack geräth. Wheeler, dessen Untersuchungen sich ebenfalls auf *Myzostoma glabrum* beziehen, konnte den Keimfleck bis zum achtzelligen Stadium verfolgen (69). Jedoch verschwindet er nicht immer bis zu einem gewissen Zeitpunkte, sondern er geht bald früher, bald später zu Grunde (70, p. 35). Diese Fälle zeigen klar, dass der Keimfleck an den Processen der Reifung und Furchung keinen Antheil nimmt und somit für dieselben bedeutungslos ist.

In anderen Fällen wurde seine Anwesenheit neben den Chromosomen zur ersten Richtungsspindel nachgewiesen, so von Boveri (10) und Haecker (24) im reifenden Ei von *Echinus microtuberculatus*, von Korschelt (37) bei *Ophryotrocha puerilis* und Rückert (57) bei Copepoden.

Bei Limax zeigt dieser Kernkörper nun ein eigenthümliches Verhalten. Während er nach den Beobachtungen der obengenannten Forscher ohne weitere Strukturveränderung allmählich an Größe abnimmt, bis er endlich völlig verschwunden ist, fand ich, dass im Keimfleck des Eies von *Limax maximus* die vielen Vacuolen schließlich zu einer einzigen verschmelzen; dieselbe erfüllt dann das ganze Innere des Kernkörpers bis auf eine schmale Randpartie (cf. Fig. V *a—d*). Der Inhalt der durch das Zusammenfließen der kleineren Vacuolen entstehenden größeren Vacuole ist, sobald letztere einen beträchtlicheren Umfang erreicht hat, mit den beiden von mir in Anwendung gebrachten Farbstoffen unfärbbar.



Textfig. V.

Dieser Kernkörper befindet sich somit offenbar in demselben Zustande, welchen bereits der Keimfleck des unreifen Eies von *Dolomedes fimbriatus* (cf. Taf. XIII, Fig. 60) darbietet.

Die wenigen mir zur Verfügung stehenden Stadien während der Bildung des zweiten Richtungskörperchens zeigten nichts mehr von der Anwesenheit des früheren Keimfleckes, jedoch gebe ich die Möglichkeit zu, dass er hier noch gelegentlich aufgefunden werden könnte. Jedenfalls kann ich mit Sicherheit sagen, dass ich von ihm in den Stadien nach der Bildung des zweiten Richtungskörperchens keine Spur mehr aufgefunden habe. Ich nehme an, dass die geschilderte Vacuolisirung und Aushöhlung des Nucleolus mit seiner Auflösung in direktem Zusammenhang steht. Aus meiner Darstellung sowohl für die Eier der behandelten Mollusken als Araneïnen geht hervor, dass der Nucleolus mit fortschreitender Ausbildung des Keimbläschens eine immer größere Neigung zur Vacuolenbildung zeigt. Wie man aus meinen Abbildungen der Ovarialeier von *Dolomedes fimbriatus* (Fig. 60, Taf. XIII) und der Uteruseier von *Limax maximus* (Fig. IV) erkennt, kann die Aushöhlung im einen Falle früher, im anderen später stattfinden.

Marburg, im Januar 1899.

Litteraturverzeichnis.

1. L. Auerbach, Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimflecksubstanzen nebst Bemerkungen zum Bau der Eier und Ovarien niederer Wirbelthiere. Sitzungsber. der Kgl. Preuß. Akad. der Wiss. zu Berlin. 1891.
2. E. G. Balbiani, Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative chez quelques animaux. Gazette médicale de Paris 36. Jahrgang. 3. Série. Bd. XX. 1865.
3. E. G. Balbiani, Centrosome et Dotterkern. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Paris 29 Année 1893.
4. J. F. van Bemmelen, Untersuchungen über den anatom. und histolog. Bau der Brachiopoda Testicardinia. Jenaische Zeitschr. Bd. XVI. p. 131. 1883.
5. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand et Leipzig et Paris 1883. p. 105.
6. E. van Beneden et Ch. Julin, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. de Biol. T. VI. Gand et Leipzig. Paris 1887. p. 237.
7. R. S. Bergh, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
8. Th. L. W. Bischoff, Widerlegung des von Herrn Dr. Keber bei den Najaden behaupteten Eindringens der Spermatozoen in das Ei. Gießen 1854.
9. L. Böhmig, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen. Diese Zeitschr. Bd. LXIV. 1898. auch: Arb. aus dem zool. Institut zu Graz. Bd. VI. Nr. 1.
10. Th. Boveri, Zellstudien. Heft 3. 1890.
11. F. Braem, Die geschlechtliche Entwicklung von *Plumatella fungosa*. Bibliotheca zoolog. Heft 23. p. 16. Stuttgart 1897.
12. V. Carus, Über die Entwicklung des Spinneneies. Diese Zeitschr. Bd. II. p. 97. 1850.
13. E. Claparède, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Ibid. Bd. XIX. 1870.
14. Davenport, Observations on Budding in *Paludicella* and some other Bryozoa. Bull. of the Mus. of Comp. zool. at Harvard College. Bd. XXII.
15. W. Flemming, Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzber. der Kais. Akad. zu Wien. Bd. LXXI. Abth. III.
16. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.
17. W. Flemming, Über die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Archiv für mikr. Anat. Bd. X. p. 257. 1874.
18. M. Floderus, Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.
19. H. Fol, Sur l'origine des cellules du follicle et de l'ovule chez les Ascidies et chez d'autres animaux. Compt. Rend. de l'Acad. des Sc. T. XCVI. Paris 1883. p. 1591.
20. H. Fol, Sur l'anatomie microscopique du *Dentale*. Arch. de zool. exp. et gén. II. Série. Tome VII. Paris 1889. p. 128.
21. Joh. Frenzel, Die Mitteldarmdrüse des Flusskrebses und die amitotische Zelltheilung. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.

22. K. Frommann, Die Zelle. Leipzig 1890.

23. V. Haecker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. I. Theil. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLI. p. 472. 1893.

24. V. Haecker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. II. Theil. Ibid. Bd. XLII. 1894.

25. V. Haecker, Die Vorstadien der Eireifung etc. Ibid. Bd. XLV. 1895.

26. F. Henneguy, Leçons sur la cellule. Paris 1896.

27. F. Hermann, Beiträge zur Biologie des Hodens. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1889.

28. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung und Befruchtung des thierischen Eies. Morphol. Jahrbuch. Bd. I, II, IV.

29. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung und Befruchtung des thierischen Eies. Ibid. Bd. III. p. 271—279. 1877.

30. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung und Befruchtung des thierisches Eies. Ibid. Bd. IV. p. 156—175 und p. 177—210. 1878.

31. O. Hertwig, Die Zelle und ihre Gewebe. Jena 1893.

32. v. Hessling, Die Perlmuschel und ihre Perlen. Leipzig 1859.

33. v. Hessling, Einige Bemerkungen zu des Herrn Dr. Keber Abhandlung: »Über den Eintritt etc.« Diese Zeitschr. Bd. V. p. 332. 1854.

34. J. Heuscher, Zur Anatomie und Histologie der *Proneomenia Sluiteri* Hubrecht. Jenaische Zeitschr. Bd. XX. p. 503. 1892.

35. Ch. Julin, Structure et développement des glands sexuelles; ovogenèse, spermatog. et fécondation chez *Styelopsis grossularia*. Bull. scient. de la France et de la Belg. T. XXIV. p. 208. Paris 1892.

Ch. Julin et E. van Beneden cf. E. van Beneden.

36. E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Jena 1891 oder Zool. Jahrbücher Bd. IV.

37. E. Korschelt, *Ophryotrocha puerilis*. Diese Zeitschr. Bd. XVIII. 1895.

38. K. Kostanecki, Die Befruchtung des Eies von *Myzostoma glabrum*. Archiv für mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LI. 1898.

39. Lacaze-Duthiers, Recherches sur les organes génitaux des Acéphales lamellibranchiates. Annal. d. sc. nat. Zool. 4. Série. T. II. 1854.

40. Lacaze-Duthiers, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Annales des sciences nat. 4. sèr. T. VII. p. 181. 1857.

41. F. Leydig, Über *Cyclas cornea*. Archiv für Anat. u. Physiol. 1855.

42. F. Leydig, Über *Synapta*. Archiv für Anat. u. Physiol. 1852. p. 516.

43. F. Leydig, Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. III, Heft 2. p. 287. Jena 1888.

44. Th. List, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. (1. Über die Färbung thierischer Gewebe mit Berlinerblau.) Mitth. aus der Zool. Stat. zu Neapel. Bd. XII, Heft 3. 1896.

45. E. Lönnberg, Kernstudien. Verh. d. Biol. Vereins in Stockholm. Bd. IV. Nr. 11. 1892.

46. S. M. Lukjanow, Beiträge zur Morphologie der Zelle. I. Über die epithelialen Gebilde der Magenschleimhaut bei *Salamandra maculosa*. Archiv für Anat. u. Physiol. Phys. Abth. Jahrg. 1887. p. 66—90.

47. A. Malaquin, Recherches sur les Syllidiens. Morphol., Anatom., Reproduct. Développement. Mém. de la Soc. des Arts de Lille. 4. Série. T. XVIII.

48. C. DE MERESCHKOWSKY, Développement de la Meduse *Obelia*. Bull. de la Soc. Zool. de France. Tome VIII. 1883.

49. A. MICHEL, Sur la composition des Nucléoles. (Note de M. AUG. MICHEL, présentée par M. GIARD.)

50. M. OGATA, Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Sekretion. Archiv für Anat. u. Phys. (Phys. Abth.) Jahrg. 1883. p. 405—437.

51. M. PFLÜCKE, Zur Kenntnis des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895.

52. G. PLATNER, Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXV. 1885.

53. G. PLATNER, Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Ibid. Bd. XXVI. 1886.

54. W. REINHARD, Skizze des Baues und der Entwicklung der Süßwasserbryozoen. Charkow (Russland).

55. L. ROULE, La structure de l'ovaire et la formation des oeufs chez les Phallusiadées. Compt. Rend. de l'Acad. des Sc. T. XCVI. Paris 1883. p. 1069.

56. L. ROULE, Recherches sur les Ascidies simplex des côtes de Provence. Annal. du Mus. d'Hist. nat. de Marseille. T. II. Mém. No. I. 1884.

57. J. RÜCKERT, Zur Eireifung bei Copepoden. Anatom. Hefte (MERKEL-BONNET's Ergebnisse). I. Abth. Heft 12. (IV. Bd., Heft 2.)

58. SANFELICE, Spermatogenèse chez vertébrés. Arch. ital. de Biol. (Mosso.) Bd. X. 1888.

59. v. SIEBOLD, Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. Neueste Schriften der Naturforschenden Gesellschaft Danzig. Bd. III, Heft 2.

60. H. STAUFFACHER, Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea. Jen. Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. XXVIII. 1894.

61. P. STEPANOFF, Über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtselemente von *Phallusia*. Bull. de l'Acad. des Sc. de St. Pétersbourg. T. XIII. 1869. p. 209.

62. STOLNIKOW, Vorgänge in den Leberzellen, insbesondere bei der Phosphorvergiftung. Archiv für Anat. u. Physiol. Phys. Abth. Jahrg. 1887. Suppl. p. 1—27.

63. v. LA VALETTE ST. GEORGE, Über die Genese der Samenkörper. Archiv für mikr. Anat. Bd. XV.

64. v. LA VALETTE ST. GEORGE, Über den Keimfleck und die Deutung der Eitheile. Archiv für mikr. Anat. Bd. II. 1866.

65. FR. VEJDOVSKÝ, Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von *Sternaspis*. Denkschr. der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Math.-naturw. Klasse. Bd. XLI. Wien. p. 63. 1879.

66. W. VOIGT, Über Ei- und Samenbildung bei *Branchiobdella*. Arb. aus dem zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. 1885.

67. R. WAGNER, Artikel »Ei«. In ERSCH und GRUBER's Encyklopädie. I. Sekt. 32. Theil. p. 1—11. 1839.

68. R. WAGNER, Beiträge zur Geschichte der Zeugung und Entwicklung. Abhandl. der math.-naturw. Klasse der Königl. Bayer. Akad. der Wiss. Bd. II. 1837.

69. W. M. WHEELER, The Behavior of the Centrosomes in the Fertilized Egg of *Myzostoma glabrum* Leuckart. Journ. of Morph. Vol. X. p. 307. Textfigur 4. 1895.

70. W. M. Wheeler, The Maturation, Fecundation and Early Cleavage of *Myzostoma glabrum* Leuckart. Arch. de Biol. Tome XV. 1897.
71. E. B. Wilson, The cell in development and inheritance. New York 1896.
72. R. Woltereck, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eies. Diese Zeitschr. Bd. LXIV. 1898.
73. K. W. Zimmermann, Über den Kerntheilungsmodus in der Spermatogenese von *Helix pomatia*. Anat. Anz. 6. Jahrg. 1891. Ergänzungsheft.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind mit dem Zeiss'schen Zeichenprisma (Camera lucida) bei einer Tubuslänge von 150 mm mit Oc. 4, die Fig. 1—17 mit Zeiss' homogener Immersion 2 mm, Ap. 1,30, die Fig. 18—67 mit Leitz'scher Öl-Immersion 1/12, Ap. 1,30 entworfen. Bei den Fig. 12 und 13, 23—26, 34—36, 43 und 44, 51—53, 59 und 65—67 wurde das Plasma nur in der Umgebung des Keimbläschens angedeutet; die Fig. 45—49 geben nur die betreffende Partie des Keimbläschens wieder, in welcher jedes Mal der betreffende Keimfleck lag. Bei Fig. 11 wurde nur ein Theil des Plasmaleibes gezeichnet.

Tafel XII und XIII.

Fig. 1—36. Mollusken.

Fig. 1—13. *Helix pomatia.*

Fig. 1—3. Jüngste Eier; Keimfleck blau tingirt.

Fig. 4 u. 5. Aneinanderlagerung von Keimflecken behufs Verschmelzung.

Fig. 5 u. 6. Chromatin in feinster Vertheilung peripher angeordnet.

Fig. 7. Ei mit länglichem, durch Verschmelzung entstandenem Keimfleck.

Fig. 8 u. 9. Eier mit mehreren Nucleolen.

Fig. 10. Etwas älteres Ei mit in Verschmelzung begriffenem Keimfleck.

Fig. 11. Zwei noch isolirte, größere Keimflecke.

Fig. 12 u. 13. Keimflecke mit cyanophiler und erythrophiler Nucleolarsubstanz.

Fig. 14—26. *Limax maximus.*

Fig. 14. Jüngste Eier; Keimfleck blau tingirt.

Fig. 15. Auftreten eines kleinen, erythrophilen Keimfleckes.

Fig. 16—22. Wachsthum des cyanophilen und Umbildung des erythrophilen Kernkörpers.

Fig. 23. Verschmelzung der beiden cyanophilen Keimflecke; Bildung kleiner erythrophiler Keimflecke.

Fig. 24. Wachsthum dieser kleinen, erythrophilen Keimflecke.

Fig. 25 u. 26. Eigenthümliche Differenzirung am ältesten Keimfleck nach längerer Extraktion des Methylgrüns durch Alkohol.

Fig. 27—36. *Unio batavus.*

Fig. 27. Jüngste Eier; Keimfleck blau tingirt.

Fig. 28—30. Wachsthum dieses cyanophilen Keimfleckes.

Fig. 31. Auftreten erythrophiler Substanz am cyanophilen Keimfleck.

Fig. 32 u. 33. Die erythrophile Substanz nimmt an Masse zu; Wachsthum des cyanophilen Keimfleckes.

Fig. 34 u. 35. Trennung beider chromatophilen Substanzen. Bildung kleinster, erythrophiler Kernkörper.

Fig. 36. Ältestes Eistadium; die erythrophile Nucleolarsubstanz überwiegt an Masse.

Fig. 37—67. Arachnoïden.

Fig. 37—48. *Epeira diademata.*

Fig. 37. Jüngste Eier; zwei Nucleolarsubstanzen.

Fig. 38—42. Die Keimflecke weisen beide chromatophilen Nucleolarsubstanzen auf.

Fig. 40—42. Auftreten eines kleinen, erythrophilen Keimfleckes.

Fig. 43. Hauptkeimfleck nach dem Lamellibranchiaten-Typus aufgebaut.

Fig. 44—47. Bildung und Wachsthum vieler kleinerer und größerer, erythrophiler Keimflecke, welche sich späterhin an den Hauptkeimfleck anlegen.

Fig. 46 u. 47. Ein und derselbe Keimfleck eines Keimbläschens in zwei auf einander folgenden Schnitten dargestellt.

Fig. 48. Ein Keimfleck, bei welchem die cyanophile Substanz beiden Polen der erythrophilen kappenförmig aufsitzt.

Fig. 49—54. *Tegenaria domestica.*

Fig. 49. Kleine, cyanophile Keimflecke mit großer Vacuole.

Fig. 50. Etwas älteres Ei mit cyanophilen Keimflecken.

Fig. 51. Keimbläschen mit vier bereits größeren, cyanophilen Keimflecken und kleinen in Bildung begriffenen Kernkörpern.

Fig. 52. Älteres Keimbläschen mit drei großen, cyanophilen Keimflecken.

Fig. 53. Zerfall der cyanophilen Keimflecke in den ältesten Keimbläschen.

Fig. 54. Ein cyanophiler Keimfleck, welcher im Zerfall begriffen ist.

Fig. 55—60. *Dolomedes fimbriatus.*

Fig. 55. Der Keimfleck setzt sich bereits aus den beiden chromatophilen Substanzen zusammen.

Fig. 56. Der große Keimfleck ist nur cyanophil; neben ihm tritt plötzlich ein kleiner, erythrophiler Kernkörper auf.

Fig. 57. Beide Kernkörper haben an Umfang zugenommen.

Fig. 58—60. Bildung einer allmählich immer größer werdenden Vacuole.

Fig. 60. Ältester Keimfleck mit großem Hohlraum, allein dargestellt.

Fig. 61—69. *Drassus quadripunctatus.*

Fig. 61 u. 62. Jüngste Eier; Keimflecke blau tingirt.

Fig. 63. Ei, welches noch mehrere cyanophile Keimflecke enthält; von ihnen sind zwei in Verschmelzung begriffen.

Fig. 64. Ein bereits größerer, durch Verschmelzung entstandener, cyanophiler Keimfleck.

Fig. 65 u. 66. Der Keimfleck setzt sich aus den beiden chromatophilen Substanzen zusammen; Auftreten eines kleinen, erythrophilen Kernkörpers.

Fig. 67. Ältestes Eistadium; der Keimfleck zeigt an drei Stellen seiner Peripherie cyanophile Substanz.

Fig. 68. Etwas jüngerer Keimfleck, welcher seine Substanzverschiedenheiten schon bei alleiniger Anwendung von Boraxkarmin zeigt.

Fig. 69. Ein Keimfleck, bei welchem die cyanophile Substanz an vier Stellen seiner Peripherie angeordnet ist.

Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen, insbesondere ihrer Verbindung.

Von

Josef Schaffer
(Wien).

Mit Tafel XIV und XV.

Inhalt: Einleitung.
- I. Der gegenwärtige Stand der »Intercellularbrückenfrage«.
- II. Eigene Untersuchungen.
  - A. Ergebnisse an frisch untersuchten Muskelzellen.
  - B. Die glatten Muskelzellen des Pferdedarmes und die sog. Verdichtungsknoten.
  - C. Die Einwirkung von Reagentien auf die kontraktilen Faserzellen.
  - D. Beobachtungen an Schnittpräparaten; Färbetechnik zur Trennung der Muskel- und Bindesubstanz.
- III. Epikrise.

Die Frage nach der Art und Weise, wie die glatten Muskelfasern unter einander verbunden sind, scheint durch die zahlreichen Untersuchungen der letzten Jahre an Klarheit nichts gewonnen zu haben.

An Stelle der alten Anschauung, dass die glatten Muskelzellen durch eine Kittsubstanz verbunden sind, hatte zuerst N. KULTSCHITZKY (28)[1] die neue gesetzt, dass sie »mittels kleiner protoplasmatischer Brückchen an einander haften, und dass zwischen den Zellen Intercellularräume übrig bleiben«.

---

[1] Ich schreibe mit der Mehrzahl der neueren Autoren [BARFURTH (1), DE BRUYNE (8), WERNER (45), SCHULTZ (40), KOLOSSOW (27)] KULTSCHITZKY, muss aber bemerken, dass in der Schreibweise dieses Namens eine heillose Verwirrung herrscht. In der Originalmittheilung erscheint N. KULTSCHIZNY als Autor und wird der Name auch im Inhaltsverzeichnis und Autorenregister so geschrieben, ohne dass ich eine Berichtigung gefunden hätte. Demnach müsste man KULTSCHIZNY citiren, wie dies folgerichtig NICOLAS (32) und BUSACHI (9) gethan haben. TRIEPEL (48) schreibt KULTSCHIZKY und bemerkt dazu, dass im Biolog. Centralblatt in Folge eines Druckfehlers KULTSCHITZNY angegeben ist, was jedoch auch nicht richtig ist. KLECKI (23) schreibt KULTSCHIZKY, dann wieder

Es war damit die Verbindung der glatten Muskelzellen in Parallele gestellt mit der von Epithelzellen in geschichteten Pflasterepithelien.

Seit dieser kurzen Mittheilung KULTSCHITZKY's haben sich über ein Dutzend Arbeiten mit derselben Frage beschäftigt; auf eine historische Besprechung derselben kann ich hier verzichten, indem die Anschauungen der einzelnen Autoren im Laufe meiner eigenen Darstellung berücksichtigt werden sollen. Hier beschränke ich mich darauf hinzuweisen, dass uns sämmtliche Arbeiten zu keiner einheitlichen und klaren Auffassung dieser sogenannten Intercellularbrücken geführt haben; wohl aber ist die Darstellung KULTSCHITZKY's bereits in mehrere Lehrbücher der Histologie übergegangen, wozu mir die Sache noch nicht spruchreif genug erscheint.

I. Der gegenwärtige Stand der „Intercellularbrückenfrage".

Als zweifellos feststehend kann die Beobachtung gelten, dass man an dünnen Querschnitten kontraktiler Faserzellen gelegentlich zwischen den Querschnittsfeldern der Zellen zarte Verbindungen sehen kann, welche an das bekannte Bild der Intercellularbrücken in der Stachelzellenschicht der Epidermis erinnern. Alle weiteren Behauptungen über die Natur dieser Brücken müssen als derzeit zweifelhaft bezeichnet werden.

Jedoch nicht nur an Querschnitten sind brückenähnliche Verbindungen gelegentlich zu sehen, sondern auch an Längsschnitten, welche Thatsache wiederholt, so von NICOLAS (32), DE BRUYNE (8), BOHEMAN (6), TRIEPEL (43) festgestellt worden ist und von der man sich am leichtesten an einem Längsschnitte durch die glatten Muskeln von mittels Sublimat fixirten Nabelstranggefäßen überzeugen kann. STÖHR (42) bildet solche »Intercellularbrücken« an einem Längsschnitte durch die Darmmuskulatur des Meerschweinchens (Fig. 39), BOHEMAN (6) von der Katze ab (Fig. 2). Um so verwunderlicher erscheint es, dass BARFURTH (2) dieser Thatsache gegenüber noch heute an seiner älteren Anschauung über die Art und Weise der Verbindung

---

KULTSCHITZKY, ROLLETT (33) KULSCHITZKY. Im Registerband der Zeitschrift für wiss. Mikrosk. erscheint ein N. KULTSCHITZKY und ein W. K., die offenbar identisch sind; endlich auch ein L. K. KULTSCHIZKY. In einem Referat von L. HEYDENREICH (Wilna) in der Zeitschr. für wissensch. Mikr. Bd. VI, 1889, p. 315 lese ich N. K. KULTSCHITZKI u. s. f.

glatter Muskelzellen durch längsverlaufende Leisten, die im Querschnitte als Brücken erscheinen müssen, festhält. BARFURTH (1) sieht an Längsschnitten »nur feine, etwas unregelmäßig verlaufende Längslinien«, die er als optischen Ausdruck dieser Längsleisten auffasst. Diese Darstellung hat auch KLECKI (23), ein Schüler BARFURTH's, zu begründen gesucht und ist dieselbe auch von KULTSCHITZKY (29) anerkannt und von SCHIEFFERDECKER (39) und BÖHM und V. DAVIDOFF (5) aufgenommen worden. Ich hoffe im Laufe dieser Mittheilung eine befriedigende Erklärung für die Auffassung BARFURTH's geben zu können; es sei aber gleich hier bemerkt, dass die »Intercellularbrücken« BARFURTH's, welche er an den Querschnitten beschrieben hat, etwas ganz Anderes sind, als diejenigen, welche von anderen Autoren an Längsschnitten gesehen worden sind.

Eine andere Darstellung vom Zusammenhange der glatten Muskelfasern hat P. SCHULTZ (40) gegeben. Nach ihm sollen es die Fibrillen der Muskelzellen sein, welche den Zusammenhalt derselben bewerkstelligen und wirkliche Intercellularbrücken bilden.

Diese Behauptung hätte einer gründlicheren Beweisführung bedurft, als sie ihr SCHULTZ zu Theil werden ließ. Aus der Schilderung, welche er p. 538 von den Verhältnissen giebt, und die er durch den Hinweis auf die Fig. 6 und 7 unterstützt, wird kein unbefangener und kritischer Leser die Überzeugung gewinnen, dass es sich hier in der That um durch Fibrillen gebildete Brücken handelt. Dies um so weniger, als das Objekt, welches SCHULTZ als besonders geeignet zur Darstellung des von ihm behaupteten Verhaltens bezeichnet, nämlich die glatten Muskelzellen der Giftdrüsen beim gefleckten Salamander von anderer Seite Gegenstand einer gründlichen Untersuchung gewesen sind, welche betreffs der sog. Intercellularbrücken zu ganz anderen Anschauungen geführt haben.

DRASCH (11), dessen Arbeit SCHULTZ nicht gekannt zu haben scheint, wenigstens nicht erwähnt, findet die glatten Muskelfasern der Giftdrüsen, die er als zusammenhängende Lage isolirte und so nicht nur an Schnitten, sondern auch von der Fläche her untersucht hat, an ihrer Innenfläche von einer dünnen Substanzlage elastischer Natur bedeckt, welche sich in die intercellulären Spalten einsenkt und mit der die Außenfläche bedeckenden Membrana propria verkittet, so dass jede Faser eine dünne Scheide besitzt; diese Scheide zeigt nun bei der Kontraktion mannigfache Fältelungen, die im Allgemeinen quer zur Faserrichtung verlaufen und bei tiefer Einstellung das Bild von Intercellularbrücken gewähren.

Ich selbst konnte mich von der Richtigkeit dieser Darstellung sowohl an den Originalpräparaten von Drasch, als an eigenen überzeugen; hier muss ich aber auch gleich erwähnen, dass es leicht gelingt an einfach in 70%igem Alkohol konservirten Giftdrüsen die Muskelfasern als ganz glattrandige Gebilde zu isoliren, was unmöglich wäre, wenn die von Schultz behauptete Verbindung durch Fibrillen vorhanden wäre. Gegen die letztere spricht aber auch der Umstand, dass die von Schultz empfohlene Methode, welche die fibrilläre Struktur der glatten Muskelzellen am deutlichsten zur Wahrnehmung bringen soll, nämlich die Behandlung der frischen Fasern mit 10%iger Salpetersäure, durchaus nicht auch die Intercellularbrücken an Längsschnitten am besten erkennen lässt. Vielmehr sind, wie noch weiter ausgeführt werden soll, an solchen mit starken Säuren behandelten Objekten »Intercellularbrücken« vielfach auch dort nicht zu sehen, wo sie bei Anwendung anderer Fixirungsmittel deutlich hervortreten.

Die meisten übrigen Untersuchungen haben in mehr oder minder nachdrücklicher Weise das Vorkommen und Eindringen von Bindegewebe zwischen die Muskelfasern dargethan, wenngleich die betreffenden Autoren das gleichzeitige Vorkommen von Intercellularbrücken protoplasmatischer Natur nicht in Abrede stellen, sondern nur die Reichlichkeit ihres Vorkommens in Frage ziehen.

Von Interesse scheint mir, dass Kölliker, dem wir wohl die meisten Kenntnisse über den feineren Bau des glatten Muskelgewebes verdanken, in der neuesten Auflage seines Lehrbuches von den Intercellularbrücken keine Notiz nimmt. Nach ihm (26, p. 136) werden die Fasern unter Mitwirkung eines nicht unmittelbar zu beobachtenden Bindemittels oder von zartem Bindegewebe zu Bündeln verbunden.

Besonders in jüngster Zeit ist von mehreren Seiten die Frage aufgeworfen worden, ob nicht die Anwesenheit dieses zarten Bindegewebes zwischen den kontraktilen Faserzellen mit dem Vorkommen der sog. Intercellularbrücken in Zusammenhang zu bringen sei, ja letztere vielfach geradezu nur auf Rechnung desselben zu setzen, also etwas ganz Anderes wären, als die Intercellularbrücken zwischen Epithelzellen, wie dies Kultschitzky zuerst gemeint hat.

Wir haben es hier offenbar mit ganz verschiedenen Dingen zu thun, welche unter demselben Titel »Intercellularbrücken« beschrieben worden sind; was Barfurth und seine Schüler geschildert haben, sind Bilder, die an glatten Muskelfasern wirklich zur Beobachtung kommen und die nichts mit Bindegewebsnetzen zwischen den Muskelfasern zu thun haben; in so fern ist Barfurth vollständig berechtigt, auf der Richtigkeit seiner Schilderung zu bestehen. Andererseits beruhen jedoch die neuesten Schilderungen von Garnier (15) und Hoehl (22) eben so auf thatsächlich vorhandenen Verhältnissen, welche gewiss einen oder den anderen der Beobachter, aber nicht Barfurth, zur Verwechslung mit Intercellularbrücken Anlass gegeben haben. Es sind verschiedene Dinge, aber für keines derselben kann die Bedeutung von Intercellularbrücken im Sinne Kultschitzky's aufrecht erhalten werden.

Dass die Intercellularbrücken überhaupt keineswegs eine allgemeine Eigenschaft der glatten Muskelfasern sind, hat Flemming (14) unlängst betont; Kolossow (27) stellt ihr Vorkommen neuestens sehr bestimmt in Abrede, obgleich er sonst im Auffinden von Intercellularbrücken, allerdings auf Grund einer sehr anfechtbaren Methode, alle bisherigen Beobachter übertroffen hat. »Zwischen den glatten Muskeln kommen bei Wirbelthieren keine Verbindungsbrücken vor. Ich kann dies auf Grund meiner eigenen Untersuchungen, welche den Angaben aller Autoren, die sich im Verlaufe der letzten zehn Jahre mit dieser Frage beschäftigt haben, widersprechen, mit Bestimmtheit behaupten, da ich mich vollkommen davon überzeugt habe, dass bei Wirbelthieren aller Klassen zwischen diesen Zellen nur scheinbare Verbindungsbrücken zu sehen sind, welche bei der Kontraktion der Muskelzellen in Folge einer eigenthümlichen Struktur derselben auftreten.«

Dass die Kontraktion der glatten Muskelfasern auf das Aussehen des mikroskopischen Bildes derselben von Einfluss sein muss ist klar; dieser Einfluss macht sich nicht nur auf die Fasern selbst, sondern auch auf das Bindemittel derselben geltend. Sämmtliche Autoren, welche Intercellularbrücken beschreiben, haben ihr Material lebenswarm, also in noch kontraktionsfähigem Zustande mit Fixirungsmitteln behandelt; bei den glatten Muskelfasern können aber durch diese Behandlung noch längere Zeit nach dem Tode — ich konnte dies wiederholt 12—24 Stunden p. m. feststellen — Kontraktionserscheinungen ausgelöst werden.

Wenn daher Kolossow behauptet, dass die scheinbaren Verbindungsbrücken erst in Folge der Kontraktion auftreten, so ist diese Möglichkeit durch die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen nicht ausgeschlossen; vielmehr haben schon frühere Beobachter festgestellt, dass zwischen Kontraktion und Verbindungsbrücken ein Zusammenhang besteht. Nach DRASCH (11) werden die »scheinbaren Intercellularbrücken« bei der Kontraktion deutlicher, und eben so fanden KLECKI und WERNER, zwei Schüler BARFURTH's, die Zellbrücken um so ausgeprägter und zahlreicher, je hochgradiger die Kontraktion des Muskels war. Bemerkenswerth ist auch die Angabe KLECKI's (23), dass die Brücken im dilatirten Ösophagus, sowie in der Blase fehlen, während sie nach WERNER (45) diese Organe im Kontraktionszustande deutlich erkennen lassen.

Ein anderer schwacher Punkt in den Darstellungen jener Autoren, die von Protoplasmabrücken sprechen, ist der, dass ein Nachweis der protoplasmatischen Natur nicht erbracht erscheint; die Behauptung stützt sich lediglich auf die — oft sehr fragliche — Ähnlichkeit der Bilder mit den zweifellosen Protoplasmabrücken der Epithelzellen.

Damit glaube ich den gegenwärtigen Stand dieser Frage hinlänglich gekennzeichnet zu haben, um meine Eingangs dieser Mittheilung aufgestellte Behauptung gerechtfertigt erscheinen zu lassen.

II. Eigene Untersuchungen.

Meine eigenen Erfahrungen in der Frage reichen auf mehrere Jahre zurück, und waren es zuerst Beobachtungen an den Muskeln der Nabelstranggefäße des Menschen, welche mich zur Erkenntnis geführt haben, dass die gewöhnliche Darstellung vom Vorhandensein protoplasmatischer Verbindungsbrücken zwischen den glatten Muskelfasern unhaltbar seien.

Die Muskelfasern der Nabelstranggefäße sind in so fern ein sehr günstiges Untersuchungsobjekt, als sie ziemlich dick, nicht zu dicht gedrängt und auch im frischen Zustande leicht isolirbar sind. Man kann die Gefäße aus dem frischen Nabelstrang ohne Schwierigkeit herauspräpariren, allenfalls der Länge nach aufschneiden und im gespannten oder ungespannten Zustande fixiren.

Darin bestand auch vornehmlich meine Untersuchungsmethode. Die Fasern wurden wiederholt an frisch angefertigten Isolationspräparaten in $^1/_2$ $^0/_0$iger Kochsalzlösung, dann aber auch, um die Wirkung verschiedener Reagentien zu erforschen, an Isolations- und Schnittpräparaten fixirter, gehärteter oder macerirter Nabelstrangefäße untersucht. Außerdem wurde aber auch die glatte Muskulatur des Darm- und Urogenitaltractes des Menschen und verschiedener Thiere in den Bereich der Untersuchung gezogen.

A. Ergebnisse an frisch untersuchten Muskelzellen.

An frisch zerzupften Stücken der Nabelstranggefäße gelingt es, wie gesagt, leicht einzelne Bündel oder Fasergruppen isolirt zur Ansicht zu bekommen. Die Oberfläche der Fasern erscheint dort, wo sie noch im Zusammenhang zu sehen sind, nicht glatt, sondern zeigt eine undeutlich netzige, stellenweise auch querfaltige Beschaffenheit (Fig. 1).

Bei scharfer Einstellung auf die Ränder der Fasern sieht man manchmal deutlich glänzende, gewellte Linien, welche wie leicht geschlängelte, in der Längsrichtung der Muskelfasern verlaufende elastische Fasern aussehen. Setzt man zu einem solchen frischen Objekt Essigsäure unter dem Deckglase zu, dann kann man die Mehrzahl dieser glänzenden Linien durch Aufquellung verschwinden sehen; einzelne jedoch treten nun deutlicher hervor und werden leicht als elastische Fäserchen erkannt, welche den Muskelzellen auf- oder anliegen. In solchen gequollenen Bündelchen treten die Grenzen der Muskelfasern scharf als vollkommen glattrandige hervor.

Am Rande solcher Bündelchen findet man nun an gut zerzupften Präparaten nicht selten einzelne Muskelfasern oder wenigstens Theile von solchen vollkommen frei aus dem undeutlichen Netzwerk, welches die übrigen bedeckt, herausragen (Fig. 1 *if*), und solche Fasern zeigen dann stets eine vollkommen glatt begrenzte Oberfläche, keine Spur von Zacken oder Zähnchen an derselben. Sie sind mechanisch aus dem Netz- oder Wabenwerk herausgerissen, in dem sie darinnen stecken, wie vielleicht an einer in Äther-Chloroform gekochten markhaltigen Nervenfaser der sogenannte Achsencylinder im Neurokeratingerüst; ein Vergleich, den, wie ich erst später fand, schon Drasch (11) gemacht hat, was gewiss für seine Anschaulickeit spricht.

Ganz dieselbe Beobachtung konnte ich an den glatten Muskelfasern der Dickdarmtänien eines Affen (Mac. cynomolgus) machen. Beim Zerzupfen des frischen Muskels in Kochsalzlösung gelingt es nur schwer einzelne Fasern zu isoliren, wohl aber dünne Bündelchen (Fig. 2). Zwischen den einzelnen Muskelfasern sieht man wieder anscheinend wellige Fasern, welche durch unregelmäßige, quer verlaufende, geschlängelte Äste zu einem dichten, die Muskelzellen einscheidenden Netz- oder Wabenwerke verbunden werden. Am Rande des abgebildeten Bündelchens erschienen wieder Theile von Fasern aus demselben herausgerissen und zeigen vollkommen glatte Konturen (Fig. 2 *if*).

Bei Essigsäurezusatz treten die Grenzen der Muskelfasern im Bündel deutlicher hervor und im Beginne erscheint in den Intercellularspalten bei scharfer Profileinstellung eine Verzahnung der Fasern, die ganz den Eindruck der von den Autoren beschriebenen Intercellularbrücken macht, jedoch bei weiterer Quellung bald verschwindet.

An frisch zerzupfter Muscularis des Rattendarmes lassen sich die dünnen, langen Fasern leicht vollkommen glattrandig isoliren; dort, wo man sie in dünnen Bündelchen oder Platten im Zusammenhange sieht, erscheinen ihre Ränder durch leicht wellige, stärker lichtbrechende Streifen gekennzeichnet. Ein Netzwerk, welches die Fasern einhüllen würde, ist nicht deutlich wahrnehmbar.

Etwas anders gestaltet sich das Verhalten bei der Darmmuskulatur der Katze. Hier sieht man 1) viel deutlicher wellige Längsstreifen oder scheinbare Fasern zwischen den Muskelelementen, deren enge Biegungen dem Rande der Muskelfasern oft ein gezähntes Aussehen verleihen und oft durch zarte quere Brückchen oder Fältchen verbunden sind; 2) lassen sich vereinzelte dieser welligen Fasern leicht als elastische Fasern erkennen.

Leicht gelingt es auch hier einzelne Muskelfasern vollkommen oder zum Theil zu isoliren; dieselben sind wieder durch vollkommen glatte Kontouren und eine zarte, fibrilläre Längsstreifung ausgezeichnet.

Bei Zusatz von Kalilauge zum frischen Präparat verschwindet die Fältelung zwischen den Fasern, sowie die Querstreifen; die Grenzen der Muskelzellen treten als geradlinige, glatte helle Kontouren hervor und einzelne längsverlaufende elastische Fasern werden deutlich.

Verhältnismäßig leicht gelingt die Isolirung von Faserstücken auch aus der Darmmuskulatur von Triton alpestris. Dieselben sind wieder vollkommen glattrandig, leicht längsgestreift und lassen an den Kernpolen einige gröbere Körnchen erkennen. Wo die Fasern im Zusammenhange von der Fläche gesehen werden, ist an denselben eine feine querstreifige Zeichnung sichtbar. Eigenthümlich ist, dass während der Beobachtung der Fasern in $^1/_2{}^0/_0$iger Kochsalzlösung zwischen dem Kern und dem kontraktilen Inhalt reihenartig neben einander um den ganzen Kernumfang Vacuolen auftreten, so dass förmlich eine Loslösung des kontraktilen Inhaltes vom Kerne stattfindet. Eine ähnliche Vacuolenbildung tritt auch zwischen einzelnen Fasern, deren Grenzen am frischen Objekt als glänzende Streifen deutlich sichtbar sind, auf. Die Vacuolen bilden oft Reihen und hängen zwischen ihnen die Fasern durch ausgezogene Spitzen zusammen.

Zwischen den Fasern konnte ich auch einmal zweifellos einen Leukocyten beobachten, was M. HEIDENHAIN (20) auch im Darm vom Salamander gelegentlich sah. Bei Essigsäurezusatz verschwinden die Zellgrenzen im Anfange ganz und die Fasern werden deutlich längsstreifig; nach einiger Zeit treten die Zellgrenzen wieder sehr deutlich als glänzende Linien hervor.

Ungleich fester erschienen die Fasern in der Magen-Darmmuskulatur eines Pseudopus und beim Frosche verbunden. Bei ersterem gelang es nur schwer beim Zerzupfen des frischen Gewebes einzelne Faserenden zu isoliren; diese erschienen aber vollkommen glattrandig.

Beim Frosch gelingt die Isolation am frischen Objekt überhaupt kaum; an dünnen Bündelchen konnte man aber die Grenzen der einzelnen Muskelzellen gut als wellige, glänzende Linien wahrnehmen. An manchen Stellen waren zwischen den Fasern Spalträume zu sehen, welche von queren Brücken durchsetzt erschienen; bei Essigsäurezusatz konnte ein Theil derselben als feine elastische Fäserchen erkannt werden, die sich über die Breite mehrerer Muskelzellen hinweg verfolgen ließen.

Diese bisher angeführten Beobachtungen an den frischen Muskelzellen der verschiedensten Thiere lassen einmal zweifellos erkennen: 1) dass zwischen den Muskelzellen ein geformtes Bindemittel vorkommt, das zum Theil faseriger Natur ist, 2) dass der Rand der lebenden Muskelzelle vollkommen glatt erscheint, ohne eine Spur von Zähnchen oder Höckerchen zu zeigen und 3) dass quer zur Längsrichtung der Muskelzellen gestellte brückenartige Bildungen entweder Faltungen des geformten Bindemittels oder faserige Gebilde sind, endlich auch, wie wir beim Triton gesehen haben, als Spitzen oder Höcker an der Oberfläche der Muskelzelle selbst durch eine Art von Schrumpfungsvorgang entstehen können.

Eine besondere Beachtung erfordern die welligen Linien oder scheinbaren Fasern, welche an den frischen, isolirten Muskelbündelchen stets zwischen den kontraktilen Zellen erscheinen und die Grenzen derselben bilden (Fig. 1 bei tiefer und 2 bei hoher Einstellung).

Verfolgt man dieselben aus der scharfen Profileinstellung durch langsames Heben der Mikrometerschraube, so bekommt man nicht den Eindruck drehrunder Fasern, sondern den, dass es sich um den optischen Durchschnitt einer membranartigen gefalteten Hülle oder Scheidewand zwischen den Muskelfasern handelt. Die welligen Linien gehen ganz allmählich über in die oberflächliche netzartige oder querfaltige Zeichnung der Muskelfasern, wo eine solche zu sehen ist.

Dass es sich in der That um eine Art membranöser Hülle handelt, geht aber auch aus anderen Beobachtungen hervor.

Zerzupft man z. B. Gefäßmuskulatur des Nabelstranges frisch in Bannwarth's Eosin[1], so gelingt es isolirte Fasern zur Ansicht zu bekommen, deren Inhalt deutlich fibrillär längsgestreift erscheint, während ihre vollkommen glattrandige Oberfläche von einem zarten Doppelkontour begrenzt wird, der an das Sarkolemm der Skelettmuskelfasern erinnert und sich in dem Fig. 3 *hh'* abgebildeten Falle als kurzes, häutiges Rohr über das freie, zugespitzte Ende der Muskelfasern hinaus verfolgen ließ.

Legt man ein Stückchen Magen- oder Darmmuskulatur vom Frosch auf 24 Stunden in 70%igen Alkohol, so gelingt es beim Zerzupfen wenigstens einzelne Faserstücke zu isoliren; die Oberfläche derselben erscheint dann stellenweise noch von häutchenartigen Belegen bedeckt, welche ungemein fest mit der Faseroberfläche verbunden zu sein scheinen, worin auch der Grund für die schwere Isolirbarkeit dieser Fasern im frischen Zustande gesucht werden dürfte. Noch viel deutlicher tritt aber die Natur des die kontraktilen Faserzellen vereinigenden Gewebes an verschieden fixirten und gefärbten Schnitten hervor. Bevor ich jedoch diese bespreche, muss ich noch eines besonders günstigen Untersuchungsobjektes gedenken, das mir der Zufall in die Hände gespielt hat.

B. Die glatten Muskelzellen des Pferdedarmes und die sog. Verdichtungsknoten.

Ein ganz eigenthümliches Verhalten bot nämlich die glatte Darmmuskulatur des Pferdes bei der Untersuchung im frischen Zustande dar. Aus der Gegend der Cardia und des untersten Duodenums wurden von einem beiläufig achtmonatlichen Fohlen und mehreren erwachsenen Pferden kleine Stückchen der Muskelhaut in $^1/_2$%iger Kochsalzlösung zerzupft. Dabei konnten leicht zahlreiche Fasern vollkommen isolirt werden; schon bei wenig sorgfältigem Zerreißen der Muskelstückchen mit den Nadeln wurde eine größere Anzahl der

---

[1] Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891.

Fasern frei schwimmend in der Flüssigkeit gefunden. Dabei zeigen dieselben vollkommen glatte Ränder und ausnahmslos eine geringere oder größere Anzahl von Verdichtungsknoten, so dass manche Faser wie in glänzende Schollen zerfallen erscheint. Diese Verdichtungsknoten, welche bis zu sieben und mehr an einer Faser zu beobachten waren, erschienen stark glänzend, homogen, bald als dickere Knoten (Fig. 4 *k*), bald als schmälere quer oder schräg gestellte Bänder, die oft auch nur einen Theil des Faserquerschnittes betrafen (Fig. 4 *k'*), kurz, sie zeigten ein ganz analoges Verhalten, wie die gleichnamigen Gebilde an quergestreiften Skelettmuskelfasern.

Die Abschnitte zwischen den Knoten waren schwach lichtbrechend und ließen eine deutliche fibrilläre Längsstreifung erkennen (Fig. 4 und 5). Diese Befunde waren so auffallend, dass ich an irgend welche pathologische Reizzustände dieser Muskelfasern denken musste; Nachforschungen über die Herkunft der untersuchten Objekte ergaben, dass das Fohlen an Pneumonie zu Grunde gegangen war, und die Muskeln erst beiläufig 10—12^h p. m. in meine Hände gelangt waren. Ein erwachsenes Pferd, das dieselben Verhältnisse zeigte, wie das Fohlen, war an Sepsis verendet und erhielt ich die Muskeln $6\frac{1}{2}^h$ p. m. zur Untersuchung.

In diesen Fällen konnte man also mit Recht an einen Zusammenhang zwischen Erkrankung und dem Auftreten der zahlreichen Verdichtungsknoten denken. Daher war es mir sehr willkommen auch von einem ganz gesunden Pferde unmittelbar nach dem Tode die glatten Muskelzellen in analoger Weise untersuchen zu können.

Die Fasern waren weniger leicht isolirbar; aber es gelang doch eine große Anzahl von solchen frei zu bekommen, welche einen vollkommen glatten Kontour besaßen und auch von Verdichtungsknoten frei waren. Die Mehrzahl zeigte jedoch wieder solche, wenn auch nicht in so hohem Grade, wie bei den anderen Pferden. In breiteren Muskelbündeln fanden sich die Knoten in gleichen Höhen, so dass glänzende, wellige oder gebrochene Bänder über das ganze Bündel ziehen, die oft in ziemlich weiten Abständen (halbe Faserlänge) stehen. Die Fibrillen waren an manchen Fasern deutlich sichtbar und zwischen denselben nicht selten stärker lichtbrechende Körnchen, gleich den interstitiellen Körnchen der quergestreiften Muskelfasern, wie ich sie schon bei den vorher untersuchten Thieren gesehen hatte (Fig. 5 *f*). Von einem Netzwerk um die Fasern war nichts zu sehen; eben so wenig waren die Fasern ausgefranst oder mit Zacken, Höckern etc. versehen. Nur an Stelle der Verdichtungsknoten erschienen die Fasern gegenüber den übrigen Abschnitten verdickt, ihr Rand vorgebuchtet, wie dies an solchen Stellen die Regel ist. Dies kommt jedoch nicht einer absoluten Verdickung der Faser, wie sie bei der physiologischen Kontraktion auftritt, gleich. Fasern mit den irregulären Verdichtungsknoten erscheinen vielmehr, wie wir noch sehen werden, fast ausschließlich dünner als die normale ruhende Faser. Dabei geht auch zumeist die bandförmige Gestalt der letzteren in eine mehr cylindrische über.

Die leichte Isolirbarkeit dieser Muskelfasern ist nun, bei dem sonst bekannten, festen Zusammenhalte der glatten Muskelzellen im frischen Zustande, von großem Interesse und soll im Folgenden erklärt werden. Aber auch das Vorkommen der Verdichtungsknoten, welches bis jetzt wenig beachtet oder nicht richtig gedeutet worden ist, erfordert eine kurze Besprechung, da dasselbe in Verbindung mit der fibrillären Struktur und dem Nachweise von interstitiellen Körnchen das feinere physiologische und histologische Verhalten der glatten Muskelzellen dem der quergestreiften sehr nähert.

Schon KÖLLIKER (25) giebt an, dass sich die Muskelfasern des Darmkanals durch ein eigenthümlich knotiges Aussehen auszeichnen und beschreibt und deutet diese Knoten in zutreffender Weise: »Sie zeigen sich entweder als mehr längliche Anschwellungen, die oft durch bedeutend verengte Stellen zusammenhängen oder als schmälere, mehr wie Runzeln sich ausnehmende Querstreifen, die durch ihre oft ziemlich regelmäßige Lagerung den Faserzellen ein ganz eigenthümliches Aussehen giebt.« Er fand sie 6—12 an einer Faser und hält sie für zusammengezogene und daher dickere Stellen.

R. HEIDENHAIN (17) beobachtete an überlebenden Muskelfasern das Auftreten von mehreren Kontraktionsknoten hinter einander an einer und derselben Faser und bezeichnet dies als eine Kontraktionserscheinung, die jedoch nur bei herabgesetzter Leistungsfähigkeit vorkomme (l. c. p. 195). Gleichzeitig theilt derselbe (18) eine Beobachtung mit, welche offenbar dieselbe Erscheinung betrifft, ohne dass HEIDENHAIN jedoch die Zusammengehörigkeit dieser Dinge erkannt hätte. Er isolirte nämlich aus der Muskulatur eines Rinderdarmes 18 Stunden p. m. Faserzellen, »die in ihrem Inneren einen Zerfall in zwei Substanzen, eine helle schwach lichtbrechende und eine dunkle, stark lichtbrechende zeigten. Letztere verliehen der Zelle oft ein grob querstreifiges Aussehen«. HEIDENHAIN hielt diese Erscheinung hier für eine Gerinnung, obwohl er dieselbe schon $1^1/_2$ Stunde p. m. gefunden hat, also zu einer Zeit, wo glatte Muskeln noch ihre vollkommene Kontraktilität besitzen, und obwohl er sah, dass Säuren und Alkalien die »Stücke auflösen«, d. h. die Knoten verschwinden machen.

Ich glaube, es kann keinem Zweifel unterliegen, dass es sich hier um analoge Dinge handelt, wie ich sie an frischen Skelettmuskelfasern beschrieben habe (37, p. 40); um die auch von HEIDENHAIN geschilderten Kontraktionsknoten, welche zu mehreren, endlich sehr zahlreich an absterbenden Fasern auftreten, im Beginne sich noch zurückbilden können, endlich aber stehen bleiben und der Faser das geschilderte Aussehen verleihen.

Sehr eigenthümlich ist nun die Schilderung und Erklärung, welche P. SCHULTZ (40) von diesen Dingen gegeben hat, und noch eigenthümlicher, dass er R. HEIDENHAIN (17), aus dessen erster Mittheilung er ganze Seiten citirt, ohne der zweiten zu erwähnen, gleichsam als Gewährsmann für seine Erklärung hinzustellen versucht. So viel ich aus HEIDENHAIN'S angeführten Mittheilungen ersehen konnte, erklärt derselbe durchaus nicht alle an glatten Muskelzellen zur Beobachtung gelangenden scheinbaren Querstreifungen durch Zickzackbiegungen der Zellen, wie man nach der Darstellung von SCHULTZ annehmen möchte.

Er behandelt die Frage unter dem Titel »Querstreifung« (p. 527 ff.), hat aber dabei neben wirklich in Zickzack gelegten Fasern, wie aus seinen zahlreichen Abbildungen hervorgeht, dasselbe vor Augen gehabt, was ich oben geschildert habe. Er citirt eine Stelle aus HEIDENHAIN (17), an welcher dieser Forscher scheinbare Spiralformen glatter Muskelzellen auf die Flächenansicht von im Zickzack gefalteten Zellen zurückführt und fährt unmittelbar fort: »Und in der That, dies ist, wie meine eingehenden Untersuchungen nun bestätigen können, der wahre Sachverhalt. Alle diese Querstreifungen und Linien, diese Verdickungen und Anschwellungen, diese spiraligen Windungen sind ein und dasselbe, sind nichts Anderes, als der optische Ausdruck einer Faltenbildung der Zellen« (p. 530). Die Beweise, welche SCHULTZ für diese Behauptung beibringt, sind nun allerdings nicht sehr stichhaltig, und dies um so weniger, als nicht einmal die histologischen Beobachtungen, welche denselben zu Grunde liegen, fehlerfrei sind. Wenigstens hat SCHULTZ ein Moment, welches für die Deutung der »Querstreifen« von großer Bedeutung ist, nicht genügend hervorgehoben. Er lässt in vielen Figuren, so z. B. Fig. 18, 25—27, 31, 32 in den knotenartigen Querstreifen die fibrilläre Längsstreifung eben so deutlich erscheinen, als in den übrigen Faserabschnitten. Das ist jedoch unrichtig; es ist geradezu charakteristisch für die »Querstreifen«, dass sie — im Zustande ihrer vollen Ausbildung — ein homogenes, stark lichtbrechendes Aussehen besitzen und sehr häufig bei jeder Stellung der Fasern als verbreiterte Stellen erscheinen, allseitig über den Kontour der Faser vorragen, also alle Merkmale eines echten Verdichtungsknotens besitzen, wie ich (37) sie an den quergestreiften Muskelfasern ausführlich beschrieben habe.

Als weiteres Argument, als »stärksten Beweis«, dass es sich um Faltungen der Fasern handelt, führt SCHULTZ das Verhalten des Kernes an. »Liegt eine Faltenbildung der ganzen Faser vor, so muss auch der Kern daran Theil nehmen und ebenfalls gefaltet und verkürzt erscheinen.«

Letzteres kommt nun, wie ich SCHULTZ zugeben muss, in der That vor; aber die Faltung des Kernes, beziehungsweise eines Theiles desselben kann sehr häufig an kontrahirten Fasern gesehen werden, an denen keine Spur von Verdichtungsknoten zu sehen ist. Der chromatische Inhalt des Kernes zieht sich zu einem stäbchen- oder wurstförmigen Gebilde zusammen und erscheint, da ihm eine aktive Verkürzungsfähigkeit mangelt, um so stärker geschlängelt, passiv zusammengedrückt, je stärker die Kontraktion d. h. die Verkürzung der Faser ist.

An Querschnitten durch eine Hautvene vom Unterschenkel des Menschen finde ich eine auffallend deutliche fibrilläre Längsstreifung der netzartig angeordneten, mächtigen cirkulären Muskelschicht ohne jede Spur von Verdichtungsknoten. Trotzdem erscheinen in den stark kontrahirten Fasern die Kerne der innersten Muskellagen, die am stärksten verkürzt sind, auch am stärksten wellenlinienartig gefaltet, welche Faltung gegen die Peripherie der Vene immer schwächer wird und in den äußersten Faserlagen endlich ganz aufhört; hier besitzen die Kerne die gewöhnliche stäbchenförmige Gestalt.

Dass neben den Verdichtungsknoten, die man leicht in Schnitten lebenswarm fixirter Därme des Menschen oder beliebiger Thiere sehen kann, auch wirklich zickzackartige Stauchungen und Faltungen vorkommen können, ist sicher, doch handelt es sich dabei nur um Kunstprodukte durch passive Veränderung der Fasern, wie dies HEIDENHAIN bereits richtig betont hat. Dieser Forscher hat aber auch noch einen weiteren Grund für das Auftreten scheinbarer Querstreifung hervorgehoben, den SCHULTZ unerwähnt lässt und auf den ich noch zurückkomme.

Wesentlich erscheint mir noch, dass man die Verdichtungsknoten auch an Querschnitten erkennen kann, und zwar in vollkommener Analogie mit den von mir bei den Skelettmuskeln beschriebenen Verhältnissen am ungefärbten Schnitt als heller glänzende, d. h. stärker lichtbrechende, am gefärbten als stärker gefärbte Felder. Man kann also auch bei den glatten Muskelfasern an gefärbten Querschnitten »dunklere oder hellere« Felder unterscheiden, wie dies z. B. schon Barfurth (1, Fig. 1 und 2) und Klecki (22, Fig. 1*a* und 5*a*) abgebildet haben, ohne eine Erklärung dafür zu geben.

An Querschnitten durch die in gesättigter Sublimatlösung fixirte Darmmuskulatur der Katze zeigten die homogenisirten, stärker lichtbrechenden Faserquerschnitte fast ausschließlich die Form unregelmäßiger sphärischer Polygone, während die dazwischen liegenden, schwächer lichtbrechenden und schwächer färbbaren Querschnittsfelder größer und rundlich erschienen; außerdem zeigten letztere eine scharfe Punktirung als Ausdruck ihrer Zusammensetzung aus Fibrillen (Fig. 6).

Besonderes Gewicht ist bei dieser Beobachtung darauf zu legen, dass durch den — in seinem Wesen noch immer nicht vollständig klargelegten — Verdichtungsvorgang auch bei den glatten Muskelfasern — wie ich schon erwähnt habe — eine Verdünnung der Faser eintreten kann, eine Art Schrumpfung, wie sie an quergestreiften Muskelfasern Exner (13) beobachtet hat. Der Vorgang ist von der typischen Kontraktion eben durch diese Verminderung des Volumens wesentlich unterschieden und von Rollett (34) passend als Schrumpfkontraktion bezeichnet worden.

Wir haben demnach auch bei den glatten Muskelzellen Kontraktionsbäuche, wie wir sie noch kennen lernen werden (vgl. Fig. 8), und wie ich sie in besonderer Weise auch an den Muskeln der menschlichen Prostata, des Ductus deferens (Fig. 7), und a. a. O. gesehen habe und Schrumpfkontraktionen zu unterscheiden, wie ich sie beim Pferde (Fig. 4, 5) beschrieben habe.

Besonders betonen muss ich nochmals, dass diese Verdichtungen, gerade wie bei den quergestreiften Muskeln auch bei der glatten Muskelzelle nicht immer den ganzen Faserquerschnitt betreffen, sondern, dass oft oberflächliche Fibrillenlagen oder -gruppen in die Verdichtung nicht einbezogen erscheinen (Fig. 4 *k'*).

Die Kenntnis dieser Thatsachen ist für die Beurtheilung gewisser Querschnittsbilder der glatten Muskelfasern von wesentlicher Bedeutung und soll später darauf noch näher eingegangen werden.

C. Die Einwirkung von Reagentien auf die kontraktilen Faserzellen.

Wenn ich mich nun zur Besprechung der Durchschnittsbilder verschiedenartig vorbehandelter Objekte wende, so muss darauf hingewiesen werden, dass die Veränderungen, welche die gebräuchlichen Isolations- und Fixirungsmittel an den glatten Muskelfasern hervorrufen, sehr verschiedene und recht beträchtliche sein können; wir haben es ja mit aktiv veränderlichen Gewebeelementen zu thun, welche durch den Reiz dieser Mittel zu typischen oder atypischen Kontraktionserscheinungen gebracht werden können. Diese müssen nicht nur das Bild der Muskelfaser selbst, sondern auch dasjenige des Bindemittels dieser kontraktilen Faserzellen in hohem Grade beeinflussen.

Schon Drasch (11) erwähnt, dass das Netzwerk zwischen und auf den Fasern deutlicher wird bei Behandlung mit $3\frac{1}{2}$%iger Salpetersäure und 2%iger Chromsäure, weniger deutlich mit Müller'scher Flüssigkeit; bei Behandlung mit Osmiumsäure oder Flemming's Gemisch erscheint dasselbe als eine feingekörnte, von kleinen rundlichen Lücken durchbohrte Masse. Nach Rollett (33) erscheinen die Ränder isolirter Faserzellen »glatt oder wellig geschwungen oder auch fein gezähnelt«. Das Letztere ist besonders dann der Fall, »wenn das angewendete Isolirungsmittel eine Schrumpfung der Muskelfasern .... zur Folge hatte«.

Solche gezackte oder gezähnelte Fasern sind wiederholt abgebildet worden; so von Schiefferdecker (39, Fig. 62*b*), Disse (10, Fig. 23), Benda (4, Taf. XI, Fig. 7) u. A. Während Ersterer diese Zacken ausdrücklich als eine Folge der Schrumpfung bezeichnet, scheint sie Disse für eine normale Eigenschaft zu halten, obwohl er daneben auch noch von den Barfurth'schen Längsleisten spricht; Benda endlich erklärt den unregelmäßig gezähnten Rand ohne Weiteres als »Reste von Intercellularbrücken«.

Hoehl (22) sah bei Zusatz der Fixirungsflüssigkeiten zu frischen Muskelzellen unter dem Mikroskope den vorher kreisrunden Querschnitt derselben in einen sternförmigen übergehen; leider erwähnt er nichts über die Methode, mittels der er diese Beobachtung gemacht hat.

Da nun eine genaue Kenntnis der Reagentienwirkung auf die frische kontraktile Faserzelle zur Beurtheilung der Schnittbilder, auf welche ja die Lehre von den Intercellularbrücken aufgebaut ist, von der größten Bedeutung erscheint, habe ich zunächst die Veränderungen untersucht, welche lebende Muskelfasern der Nabelstranggefäße vom Menschen, sowie des Darmtractus vom Pferd unter dem Einfluss einiger Reagentien erleiden.

Ich habe diese zwei Objekte gewählt, weil sie gleichsam zwei Extreme darstellen; zwischen den Fasern der Nabelstranggefäße ist schon im frischen Zustande ein geformtes, zartes Bindegewebe leicht und zweifellos nachweisbar. Bei den auffallend leicht isolirbaren Fasern der Darmmuscularis vom Pferd ist ein solches oder anderes Bindemittel nicht unmittelbar zu beobachten.

Die vom anhaftenden Bindegewebe möglichst frei präparirten Gefäßstückchen oder Theile der Darmmuskelhaut wurden, nachdem der Befund am frischen Isolationspräparat festgestellt war, auf 24 Stunden in die verschiedenen Flüssigkeiten gebracht und dann die Fasern wieder isolirt. Dabei zeigten die Muskelstückchen schon makroskopisch erkennbare, sehr verschiedene Volumsveränderungen.

$^1/_6$%ige Chromsäure; von Barfurth (1) zur Darstellung der Intercellularbrücken empfohlen. Die Fasern sind geschrumpft und so deutlich in Fibrillen gesondert, dass man im Zupfpräparat einzelne Fibrillen isolirt findet. Dabei erscheinen die Fasern wie in Fibrillenröhren umgewandelt, die fibrilläre Substanz an die Peripherie gedrängt, wesshalb die Fasern scharf und dunkel kontourirt erscheinen, während der Kern und die centralen Partien wie leer aussehen. Diese Fasern liegen in einem zarten Netzwerk eingebettet, das oft ein körniges Aussehen besitzt.

Untersucht man in gleicher Weise eine vorher gedehnte und im gespannten Zustande fixirte Nabelstrangarterienwand, so erscheinen die Fasern verdünnt und verlängert, vollkommen glattrandig, und die Zwischenräume zwischen denselben sehr schmal. Das außerordentlich feinfaserige Netzwerk zwischen den Fasern ist nur in Wasser sichtbar; deutlich tritt es in Form theilweise quer zwischen den Muskelzellen ausgespannter Fäserchen im eingetrockneten Präparat hervor.

Die Fasern aus der Darmmuscularis vom Fohlen sind nach der Chromsäureeinwirkung wenig verändert, isolirbar, glattrandig bis auf die erhaltenen, stark glänzenden Verdichtungsknoten und deutlich fibrillär gestreift.

Drittelalkohol; die Fasern der Nabelstranggefäße sehr blass und in ähnlicher Weise isolirbar, wie am frischen Objekt; das ganze Stück stark gequollen. Vielfach tritt an den isolirten Fasern mit großer Deutlichkeit die glänzende, wellige Kontourlinie hervor. Eine Anzahl der Fasern zeigt deutliche Kontraktionsbäuche, welche sich z. B. mit Congoroth intensiv färben. Der ganze Faserinhalt erscheint dann innerhalb einer Art schlauchförmigen Umhüllung wie retrahirt (Fig. 8), ein Bild, das sehr an die von Werner (45) dargestellte Fig. 4 erinnert; hier erscheinen stark gedehnte Fasern im Längsschnitt dargestellt. Bauchig verdickte, also offenbar kontrahirte Stücke werden durch anscheinend leere schlauchförmige Hüllen verbunden. Werner bezeichnet diese Muskelbäuche als »abgerissene« Faserenden; es kann sich aber nach meiner Erfahrung auch einfach um maximal verkürzte und verdichtete Fasern gehandelt haben.

Die Fasern vom Fohlen waren nach Drittelalkoholwirkung so leicht zu isoliren, wie am frischen Objekt, ihr Aussehen sammt den Knoten fast unverändert, nur die feine fibrilläre Längsstreifung zeigt vielfach, wie durch Vacuolenbildung, ein mehr längsnetziges Aussehen.

$^1/_{10}$%ige Osmiumsäure; die Fasern der Nabelstranggefäße der Mehrzahl nach ad maximum verkürzt und verdickt, so dass man nur spindelförmige Bruchstücke vor sich zu haben glaubt. Dieselben zeigen an ihrer Oberfläche oft dichte feine Runzeln und Wülstchen, welche dem Profil der Fasern ein gezähntes Aussehen verleihen. Entsprechend einer starken Quellung des ganzen Stückes findet man auch das Netzwerk zwischen den Fasern verquollen. Über einzelnen Fasern sieht man jedoch zarte, glänzende Häutchen in dichte und feinste Querfalten gelegt; auch netzartig durchbrochene solche Umhüllungen einzelner Fasern kommen im Isolationspräparat zur Ansicht.

Die Fasern vom Fohlen erschienen in ihren Dimensionen und Aussehen wenig verändert, leicht braun gefärbt, die Knoten erhalten; nur waren die Fasern schwerer isolirbar und die fibrilläre Struktur nicht mehr gut sichtbar geworden.

0,25%iges Palladiumchlorid. Das Stückchen Nabelstranggefäß im Ganzen etwas gequollen, intensiv braun gefärbt und so gehärtet, dass die Fasern nicht mehr isolirbar, stark brüchig geworden sind. Ihr Inhalt erscheint vollkommen homogenisirt, das Netzwerk zwischen den Fasern durch Quellung undeutlich geworden.

Eine auffallende Einwirkung ließ dieses Reagens auf die Fasern vom Fohlen erkennen. Auch diese waren kaum zu isoliren, vollkommen scharf- und glattrandig, die fibrilläre Struktur aber auch die glänzenden Verdichtungsknoten spurlos verschwunden.

20%ige Salpetersäure. Die Fasern aus den Nabelstranggefäßen leicht isolirbar, theils glattrandig, theils erscheint ihre Oberfläche mit körnchenartigen Resten des durch die Säure aufgelösten Bindemittels besetzt, so dass ihre Ränder wie ausgefranst oder mit Zacken, Zähnchen etc. besetzt erscheinen. Ein großer Theil der kontraktilen Fasern hat aber tiefgreifende Veränderungen erfahren; die am meisten ins Auge springende ist die, dass die Ränder der aus ihrem Netzwerk vollständig isolirten Faser unregelmäßig, bald feiner, bald gröber gezackt erscheinen, während von einem Theile dieser Zacken aus wulstartige Erhebungen quer über die Faser verlaufen. In der Aufsicht erscheinen diese Zacken als glänzende Punkte. Außerdem erscheint die Faser im Ganzen stellenweise verdickt, dann wieder verdünnt (Fig. 9), so dass sehr unregelmäßige Formen entstehen. Schon LEYDIG erwähnt in seinem Lehrbuche der Histologie (1857, p. 48), dass bei der Salpetersäure-Isolation die glatten Muskelfasern schmäler werden und zahlreiche »Einknickungen oder Drehungen« erleiden. Auch deutliche Zickzackbiegungen konnte ich an einigen Fasern sehen.

In 10%igem Formalin erhalten sich die Fasern aus der Darmmuskulatur eines Pferdes unverändert mit ihren Verdichtungsknoten; sie bleiben isolirbar und tritt an den nicht verdichteten Theilen die fibrilläre Struktur außerordentlich deutlich hervor.

Die Fasern des Nabelstranges sind theilweise gut mit vollkommen glattem Rande isolirbar, theilweise stark kontrahirt, verkürzt und verdickt, mit queren feinen Runzeln versehen, von denen es nicht immer zu entscheiden ist, ob sie einer Fältelung des Bindemittels oder engen Verdichtungsscheiben der Faser selbst entsprechen; sie verleihen jedoch bei scharfer Profileinstellung dem Rande ein gezähntes Aussehen. Stellt man hingegen auf die Oberflächen solcher, noch zu Bündeln vereinigter Fasern ein, so erhält man den Eindruck einer oft sehr gleichmäßigen und engen Querstreifung, die über dieselben hinwegzieht.

Vereinzelte Fasern erscheinen auch mit wirklichen Spitzen und Höckern besetzt, die zweifellos der Muskelfaser selbst angehören. Das Auftreten solcher Querstreifen an kontrahirten Muskelfasern ist bereits von den älteren Beobachtern [LEBERT (30), MEISSNER (31)] zutreffend geschildert worden, besonders aber von R. HEIDENHAIN (17), der dasselbe bei Wirbelthieren sowohl als auch bei Wirbellosen sah. SCHULTZ übergeht diese Angaben stillschweigend, obwohl sie in einer »Geschichte der Querstreifung«, von der er spricht, hätten erwähnt werden müssen.

Bei der Kontraktion der glatten Muskelbündel in der Froschblase sah HEIDENHAIN (17) das Auftreten sehr feiner, über das Bündel zerstreuter feiner Querlinien, welche den optischen Ausdruck von Falten darstellten. Er konnte aber nicht entscheiden, ob diese Falten den Muskelfasern selbst oder dem sie bedeckenden Bindegewebe angehören. Dagegen konnte er sich an den Muskelfasern von Wirbellosen (Blutegel, Naïden), bei denen eine Hülle (Zellwand, zweifellos nachweisbar ist, leicht überzeugen, dass es diese Hülle ist, welche sich bei Wasserzusatz oder bei der Kontraktion »in oft sehr regelmäßige und zierliche, in bestimmten Abständen von einander stehende Querfalten legt« (17, p. 188). Bei der Erschlaffung gleichen sich dieselben wieder aus; an den Rändern der Zelle machen sie sich als eine feine Zähnelung bemerkbar.

Die oben von mir geschilderten Veränderungen traten noch viel klarer an der Darmmuskulatur eines Affen, Rhesus nemestrinus hervor, von der ich kleine Stückchen in das Formalingemisch von Kaiserling[1] eingelegt hatte. Da diese leicht als Reagenswirkung auf die lebende Muskulatur festzustellenden Bilder wesentlich zum Verständnis der sog. Intercellularbrücken, sowie der Schrumpfkontraktion beitragen, sei die Wiederholung in der Beschreibung entschuldigt.

Betrachtet man am einfach in Glycerinwasser untersuchten Zupfpräparat ein kleineres Bündelchen bei oberflächlicher Einstellung, so erscheint dasselbe wie quergestreift (Fig. 11 *h*). Diese scheinbare Querstreifung zieht über eine ganze Anzahl neben einander liegender Fasern und ihre Zwischenräume hinweg. Bei starker Vergrößerung erkennt man leicht, dass es sich um dichte Fältchen einer die Oberfläche der Fasern bedeckenden, beziehungsweise die Fasern umhüllenden, zarten Bindesubstanz handelt. Senkt man die Schraube zur Einstellung auf die Seitenränder der Fasern, so kann man das querfaltige Bindemittel sich in die Intercellularspalten einsenken und die Fasern brückenartig verbinden sehen (Fig. 11 *t*).

Vergleicht man mit dieser Schilderung die, welche Drasch in seiner bereits erwähnten, ausgezeichneten Untersuchung von den glatten Muskelfasern in den Giftdrüsen des Salamanders gegeben hat, so wird man die große Übereinstimmung in den Beobachtungen und Schlussfolgerungen nicht übersehen können. Ohne das Wort »Intercellularbrücken« zu brauchen und ohne Kenntnis von der Arbeit Kultschitzky's beschreibt Drasch an der Hand vorzüglicher Abbildungen die scheinbaren brückenartigen Verbindungen der glatten Muskelfasern, die er — ein besonders günstiger Umstand für die Beobachtung — an seinem Objekt in einer einfachen Lage im Flächenpräparat vor sich hatte. Er schildert das über die Muskelfasern hinziehende feine Geäder und den Zusammenhang desselben mit den Zacken in den Muskelspalten und erkennt schließlich, dass es sich um dünne Scheiden oder Hüllen der Muskelfasern handelt, welche unter dem Einfluss der Reagentienbehandlung das Bild einer scheinbaren Verzahnung der Muskelzellen hervorruft.

An unserem Objekte wird dieser täuschende Eindruck von Intercellularbrücken noch verstärkt durch ein eigenthümliches Aussehen der Muskelfasern selbst. Es gelingt leicht, solche beim Zerzupfen vollkommen zu isoliren und so die Veränderungen festzustellen, welche sie im Formalingemisch erlitten haben. Sie zeigen sich einmal sämmtlich homogen, glänzend, wie kontrahirt, ohne den Kern deutlich erkennen zu lassen; dann findet man aber auch viele ringsum mit zahlreichen Spitzen, Höckern und schmalen, ringförmigen Verdichtungswülstchen besetzt, so dass sie im Profil gesehen eine scharfe Zähnung darbieten (Fig. 10 *a*, *b*).

---

[1] Virchow's Archiv. Bd. CXLVII. p. 389.

Weiter erscheinen diese Fasern gegenüber den frischen (Fig. 2) geschrumpft, daher auch die Intercellularspalten weiter, und so sieht man an Stelle der am frischen Objekt zwischen den Fasern sichtbaren welligen Streifen scheinbare Intercellularbrücken, gebildet von den Zacken der Fasern und dem in Querfalten gelegten intercellulären Bindemittel. Das Zustandekommen dieser Querfalten müssen wir in erster Linie auf die Verkürzung der Muskelfaser, d. h. auf einen Zug in der Längsrichtung derselben zurückführen.

Die Veränderung, welche die Fasern erlitten haben, lässt sich am besten mit der sternförmigen Verschrumpfung der rothen Blutkörperchen vergleichen und giebt uns dieser Vorgang auch eine Erklärung für die später zu schildernden Querschnittsbilder.

Müller's Flüssigkeit; diese bewirkt an den Muskelstückchen in der ersten Zeit eine Quellung, welche zum Theil die kontraktilen Faserzellen selbst betrifft. Dieselben sind sowohl aus den Nabelstranggefäßen, als noch leichter aus der Darmmuskulatur des Pferdes theilweise mit vollkommen glattem Kontour isolirbar und unterscheiden sich dann von den frischen Fasern nur durch eine geringe Volumzunahme in Folge der Quellung, den deutlich gewordenen Kern und die etwas verwaschene, mehr in ein längsnetziges Aussehen übergegangene Fibrillenstreifung. Besonders die Fasern aus der Darmmuscularis vom Pferd geben bei 8—14tägiger Einwirkung von Müller'scher Flüssigkeit vorzügliche Bilder, welche sich auch weit besser, als mit starker Salpetersäure oder Kalilauge isolirte Muskelzellen zur Demonstration im mikroskopischen Kursus eignen. Man kann kleine Stückchen vor dem Zerzupfen mit Delafield's Hämatoxylin-Thonerde färben, und erhält dann die langen Kerne intensiv gefärbt, während der Zellleib einen blaugrauen Ton angenommen hat. An solchen vollkommen isolirten Fasern (Fig. 12) erkennt man leicht die bandförmige, abgeflachte Form (*b*) und die fein zugespitzten, manchmal gegabelten Enden (Fig. 10 *a*); der Kontour ist in den meisten Fällen vollkommen glatt, der Kern liegt in vielen Fasern einem Ende näher, nicht in der Mitte. In diesem Falle fehlten auch die reichlichen Verdichtungsknoten, die ich bei den anderen, im frischen Zustande isolirten Fasern von Pferden gefunden habe.

Eine Anzahl von Fasern zeigte jedoch auch nach Einwirkung von Müller'scher Flüssigkeit Veränderungen ihrer Form; so fand ich besonders unter den Fasern der Nabelstrangarterie verkürzte und verdickte Fasern mit quer runzeliger Oberfläche und gezähntem Profil. Das intercelluläre Netzwerk erschien leicht verquollen.

Aus diesen Beobachtungen ersieht man, dass die verschiedenen chemischen Agentien vielfach verändernd auf die glatte Muskelfaser einwirken.

Diese Veränderungen scheinen stets nur eine gewisse Anzahl von Fasern zu betreffen, und auch bei Fasern verschiedener Organe nicht durchaus gleich zu sein, wie man aus dem vergleichsweise zusammengestellten Verhalten der Fasern aus den Nabelstranggefäßen und der Darmmuscularis schließen muss.

Ob dieser Unterschied in strukturellen oder physiologischen Verschiedenheiten der Fasern, oder ob er auf rein äußeren Momenten,

z. B. dem verschiedenen Zeitpunkte des Einbringens der Fasern in die Flüssigkeit, mechanischer Läsion (Zerrung, Druck) der Fasern vor der Reagenswirkung etc. beruht, kann durch diese Versuche nicht entschieden werden.

Durch diese Veränderungen geht vielfach der vorher glatte Kontour der Muskelfasern verloren und wandelt sich durch Bildung querer Verdichtungswülstchen in einen scheinbar gezähnten um.

Vielfach werden die Fasern durch die Reagenswirkung aber auch zu regelrechter Kontraktion gebracht, in welcher sie absterben. Im ausgeschnittenen Stück, in dem die Fasern im Zusammenhange bleiben, müssen diese Kontraktionen auf das allenfalls vorhandene, geformte Bindemittel einen Zug in der Längsrichtung der Fasern und damit eine Fältelung senkrecht zum Faserverlaufe bewirken. An Längsschnitten müssen diese Faltungen im Wesentlichen als eine über die Fasern gehende Querstreifung, oder, bei geänderter Einstellung, als quere intercelluläre Bildungen in die Erscheinung treten.

Umgekehrt muss eine Schrumpfung des Faserinhaltes einen ähnlichen Zug in der Querschnittsrichtung ausüben, während Quellung der Fasern eine gleichmäßige Kompression des Bindemittels in den verengten Intercellularräumen bewirken muss.

Wenn dieses Bindemittel auch im frischen Zustande ein geformtes ist, wie die Beobachtung an den überlebenden Faserbündeln aus den Nabelstranggefäßen gezeigt hat, so kann sein Charakter durch den Einfluss von Säuren, welche es zur Quellung bringen, verloren gehen; es kann in eine homogene Masse umgewandelt oder theilweise aufgelöst werden.

Wir müssen also bei Beurtheilung der Schnittbilder die größte Kritik walten lassen, um Reagenswirkungen und Strukturen aus einander zu halten.

Dies wird um so schwerer, je dünner die Muskelfasern und je zarter das Bindemittel derselben ist, d. h. je dichter gedrängt sie erscheinen. Daher ist es nöthig zunächst ein Objekt zu untersuchen, welches durch dicke, nicht zu dicht gedrängte Fasern ausgezeichnet ist, somit auch das Bindemittel deutlich erkennen lässt. Weiter müssen wir Färbemethoden anwenden, welche eine scharfe Sonderung dieses Bindemittels und des kontraktilen Zellkörpers gestatten.

Ich werde daher zunächst die Schnittbilder von mannigfach fixirten und gefärbten Nabelstranggefäßen vom Menschen besprechen und dann zu den anderen, klassischen Untersuchungsobjekten der Autoren übergehen.

D. Beobachtungen an Schnittpräparaten; Färbetechnik zur Trennung der Muskel- und Bindesubstanz.

Betrachtet man Längsschnitte durch die glatten Muskeln eines in Pikrinsäure-Sublimat fixirten und in der gewöhnlichen Weise mittels Hämalaun-Eosin doppelt gefärbten Nabelstranggefäßes (Fig. 13), so sieht man die intensiv roth gefärbten, glattrandigen und deutlich fibrillär längsgestreiften Muskelzellen durch schmälere oder breitere Spalträume getrennt, welche anscheinend von queren zarten und schwächer roth gefärbten Verbindungsbrücken durchzogen werden.

Wo die Spalten zwischen zwei benachbarten Muskelzellen sehr schmal sind, machen diese Verbindungen ganz den Eindruck von Intercellularbrücken und kann man hier auch vielfach, wie dies Nicolas (32), Boheman (6) und Triepel (43) schildern, sehen, dass manche dieser Brücken über eine oder mehrere Muskelzellen hinwegziehen, um sich erst an entferntere anzusetzen.

Dieses, echten Intercellularbrücken nicht zukommende Verhalten hat Triepel allerdings schon zweifelhaft gemacht, ob man es da nicht mit feinen Bindegewebsfasern zu thun habe.

Wo jedoch die Spalträume breiter sind, erkennt man leicht, dass die anscheinenden Verbindungsbrücken einem Zwischengewebe angehören, welches ein ganz eigenthümliches Aussehen besitzt und von den Muskelzellen selbst substantiell wesentlich verschieden ist. Dies wird sofort klar, wenn man solche Schnitte statt mit Eosin, welches Muskelzellen und Zwischengewebe gleich färbt, mit einem Gemische von Pikrinsäure und Säurefuchsin (Säurerubin, Nigrosin) nachfärbt.

Es ist eine bereits seit der ersten Anwendung des Pikrokarmins bekannte Thatsache, dass aus dieser Mischung Muskelfasern gelb, Bindegewebe roth gefärbt erscheinen (Schwarz, Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. Wien, Bd. LV; Stirling, Journ. Anat. Physiol., Bd. XV und a. a. O.). Viel schärfer und rascher gelingt die färberische Trennung dieser zwei Gewebe durch die von van Gieson (The New York Med. Journ. Vol. I, 1889) zur Untersuchung des Nervengewebes empfohlene Mischung von gesättigter, wässeriger Pikrinsäure und Säurefuchsin. Die Methode wurde meines Wissens bei uns zuerst von P. Ernst (Ziegler's Beiträge zur pathol. Anat., Bd. XI, 1892) zum Nachweise von Hyalin eingeführt. Ich selbst habe bereits an anderer Stelle (Wiener klin. Wochenschr., Jahrg. 1896, Nr. 45) die allgemeine Verwendbarkeit dieser Methode kurz besprochen und besonders hervorgehoben, dass mittels derselben durch die ungemein scharfe Rothfärbung des Bindegewebes der Nachweis dünnster Fäserchen gelingt. Da andererseits Muskeln und elastische Fasern gelb gefärbt werden, ist diese Färbung geradezu als eine specifische zum Nachweise von Bindegewebe zu bezeichnen. Besonders die Möglichkeit, glatte Muskelfasern im Bindegewebe zu differenziren, ist eine sehr werthvolle Eigenschaft derselben. Für die geringe Haltbarkeit und das baldige Ausblassen gerade der Rothfärbung wusste ich damals keinen Grund anzugeben. Ich habe seither auch in dieser Beziehung einige Erfahrungen gesammelt und Versuche gemacht. Da Säurefuchsin ein säurebeständiger Körper ist, konnte ein allfälliger Säuregehalt des Balsams nicht der Grund des Verblassens sein. Versetzt man eine Pikrofuchsinmischung mit Säure, so bleibt sie roth; dagegen tritt alsbald die rein gelbe Farbe der Pikrinsäure hervor, wenn man einen Tropfen Alkali zusetzt. Auch konnte ich seit längerer Zeit beobachten, dass z. B. Ossifikationspräparate, welche mittels Säure entkalkt waren und vielleicht noch eine Spur derselben enthielten, jahrelang die reiche Farbendifferenzirung bewahrten, und so lag der Schluss nahe, dass es der Alkaligehalt des Glases (Objektträger, Deckglas) sei, welcher an säurefreien Präparaten die Rothfärbung zum Schwinden bringt. Ich habe daher eine Säuerung der Präparate versucht, die aber nicht zu stark sein darf, weil sonst wieder die Pikrinsäurefärbung nicht zur Geltung kommt. Vielleicht haben ähnliche Erfahrungen die neuesten Mittheilungen über die Pikrofuchsinfärbung von MÖLLER (Bemerkungen zur VAN GIESON'schen Färbungsmethode, Zeitschr. für wiss. Mikr., Bd. XV, 1898, p. 172) und HANSEN (Eine zuverlässige Bindegewebsfärbung, Anat. Anz., Bd. XV, 1898, p. 151) veranlasst. Ersterer empfiehlt dem Spülwasser und dem Alkohol zum Entwässern der Schnitte einige Tropfen des Pikrofuchsingemisches zuzusetzen, offenbar ebenfalls, um die Farben besser zu erhalten. Wenn MÖLLER es als »wesentliche Ungelegenheit« beklagt, dass ein festes Maßverhältnis zwischen Pikrinsäure und Säurefuchsin sich nicht angegeben findet, so erinnere ich nochmals daran, dass RAMÓN Y CAJAL ein solches von 0,1 Säurefuchsin auf 100 ccm kalt gesättigter Pikrinsäure empfohlen hat (siehe TERRAZAS, Riv. trimestr. microgr. Vol. I, 1896, p. 117). Ich selbst habe diese Mischung seit mehreren Jahren als ausgezeichnet erprobt. HANSEN empfiehlt die Pikrofuchsinfärbung sehr warm als »zuverlässige Bindegewebsfärbung« und hat genaue Vorschriften für dieselbe gegeben, von denen jedoch nur ein geringer Essigsäurezusatz zur Farbmischung als wesentlich neu erscheint. Ich kann die Angabe des Autors, dass mittels dieser Methode Bindegewebe leuchtend roth, alles Andere gelb gefärbt erscheint, und dass diese Differenzirung augenblicklich, wie eine Reaktion eintritt, nur bestätigen (doch hätte nach meiner Empfindung HANSEN bei der Beschreibung der »von ihm gefundenen« Methode der ursprünglichen Angabe VAN GIESON's anders gedenken müssen, als so nebenbei in der Klammer). Aber auch bei stundenlangem Liegen in der Mischung tritt keine Überfärbung, oder Färbung anderer Gewebstheile auf und bleibt auch das Celloidin vollkommen ungefärbt. Das von MÖLLER empfohlene kurze Verweilen in der Pikrofuchsinmischung ist nur geboten, wenn mit Hämatoxylin-Thonerde vorgefärbt wurde. Wesentlich für die Reinheit der Farbendifferenzirung ist aber die Art der Fixirung des Objektes und habe ich im Allgemeinen Chromsäuregemische (MÜLLER's, FLEMMING's, GOLGI's und KULTSCHITZKY's Gemisch) ungünstig befunden; am reinsten tritt die Reaktion nach Fixirung in Sublimat, Pikrinsublimat oder absolutem Alkohol auf. Die von VAN GIESON angegebenen Nebenwirkungen (Rothfärbung der Ganglienzellen, Glia, Blutgefäße), sowie die Angabe von P. ERNST, dass sich gewöhnliches Bindegewebe nicht, sondern erst in hyaliner Degeneration begriffenes roth färbt, beruhen theils auf unzweckmäßiger Vorbehandlung, theils auf mangelhafter Differenzirung (Schwenkung) der gefärbten Schnitte im Alkohol.

Die von UNNA (Monatshefte für prakt. Dermat., Bd. XVIII, 1894, p. 509) empfohlene »specifische Färbung des Collagens« mittels Säurefuchsin und

Pikrinsäure ist allerdings nicht mit der van Gieson's zu verwechseln. Aber gerade im Gegensatz zu Unna muss ich nach meiner Erfahrung sagen, dass seine Methode zur elektiven Bindegewebsfärbung nicht geeignet ist, da mittels derselben die feinsten Bindegewebszüge entfärbt werden, außerdem aber auch eine Rothfärbung der Kerne auftritt.

Eben so leicht und scharf gelingt die Bindegewebsfärbung mittels der von Kultschitzky zur Neurogliafärbung empfohlenen Pikrorubinmischung (Anat. Anz., 8. Jahrg., 1893, p. 357). Dass Kultschitzky mittels derselben Gliafärbung erhielt, beruht nur auf der Vorbehandlung der Gewebe und dem hohen Säuregehalt des Farbgemisches. Ich habe mir dasselbe zur elektiven Bindegewebsfärbung in folgender Weise modificirt: gesättigte, wässerige Pikrinsäure 100, Patent-Säurerubin 0,15, Eisessig 2 Tropfen. Vorbehandlung mittels Sublimat oder Alkohol; Färbedauer 1 Minute bis Stunden, wenn nicht mittels Hämatoxylin-Thonerde vorgefärbt wurde; Übertragen der Schnitte direkt in 95%igen Alkohol, in dem sie gut ausgeschwenkt werden müssen. Die Submucosa des Darmes wird dann z. B. schon für das freie Auge als leuchtend rother Streifen sichtbar.

Wo es sich um die Wahrnehmung dünnster Häutchen von der Fläche handelt, werden aber diese Methoden noch übertroffen durch die von Freeborn empfohlene Pikro-Nigrosinfärbung (vgl. Notes on histological technique. Americ. Month. Micr. Journ., Vol. IX, 1888, p. 231 und Staining connective tissue with nigrosine [indulin, anilin, blueblack]. Journ. R. Micr. Soc. 1889, p. 305). Die Farbenkontraste sind weniger schön, als bei den vorigen Methoden, aber dafür ist die Haltbarkeit der Färbung größer und, wie gesagt, auch die Wahrnehmung dünnster Bindegewebshäutchen zwischen den Muskelfasern möglich. Hierzu sind dünne Paraffinschnitte am günstigsten. Die mit Wasser aufgeklebten Schnitte werden 1/2 Stunde (Freeborn sagt 3 Minuten, was ich zu kurz fand) oder länger in dem Gemische von ges. wässr. Pikrinsäure 90, 1% wässr. Nigrosinlösung 10 gefärbt, ausgewaschen, entwässert und in Balsam eingeschlossen. Muskelfasern graugrün (Verdichtungs- und Kontraktionsknoten leuchtend gelb), Bindegewebe blauschwärzlich. Die Färbung gelingt auch an Celloidinschnitten, doch empfiehlt sich dann eine längere Färbedauer (24 Stunden) und Lösung des Celloidin mittels Nelkenöl vor dem Einschluss.

Färbt man nun Schnitte durch ein Nabelstranggefäß aus Pikrinsublimat mittels Pikrofuchsin oder Pikrorubin in der angegebenen Weise, so treten die glatten Muskelfasern als gelb gefärbte, mehr oder minder deutlich fibrilläre Spindelzellen hervor, während das gesammte Intercellulärgewebe eine leuchtend rothe Farbe angenommen hat. Dasselbe bietet bei schwächerer Vergrößerung das geschilderte Bild anscheinend querer, oft verzweigter Verbindungsbrücken, die manche Fasern überbrücken oder unter denselben durchziehen, um eine entferntere zu erreichen (Fig. 13).

An der Oberfläche der Faserzellen verdichtet sich dieses Netzwerk zu einer die gelb gefärbten kontraktilen Zellen einhüllenden Membran, welche in der Profilansicht wie ein glänzender roth gefärbter Kontour erscheint und so das Bild eines Sarkolemms gewährt.

Diese Bezeichnung könnte jedoch eine falsche Vorstellung erwecken; darum sei sofort betont, dass diese Oberflächenumhüllung kein selbständiges Häutchen ist, wie das Sarkolemm der quergestreiften Muskelfasern, sondern durch die Wände des intercellulären Netzwerkes mit den gleichartigen Hüllenbildungen der benachbarten Fasern zusammenhängt.

An Querschnitten durch die Muskelzellen zeigt jede derselben sich von der Nachbarzelle durch eine solche Hülle getrennt, die dort, wo die Zellen sehr dicht gedrängt sind, als einfache, roth gefärbte Linie erscheint. Wo die Intercellularspalten weiter sind, werden diese die Fasern unmittelbar umschließenden Hüllen unter einander durch ebenfalls roth gefärbte Brücken verbunden (Fig. 14 *qu*).

Wo dieses intercelluläre Netzwerk reichlicher entwickelt ist, sieht man dasselbe bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 14) durchsetzt von zahlreichen kreisrunden oder ovalen Lücken, die oft eine beträchtliche Größe erreichen und dem ganzen Gewebe ein schaumiges oder schwammiges Aussehen verleihen.

An Präparaten, die in Sublimatgemischen fixirt und mittels Pikrofuchsin oder auch Congoroth gefärbt sind, erkennt man — wenn die Schnitte nicht zu dünn sind — deutlich, dass die Scheidewände zwischen den Brücken häutchenartige Bildungen sind, deren optische Durchschnitte wie Fasern erscheinen. In der That sind auch drehrunde Fasern, sowohl an Quer- wie an Längsschnitten nur äußerst spärlich zu sehen; die Hauptmasse dieses Zwischengewebes ist ein vielfach durchbrochenes Wabenwerk oder Alveolensystem dünner Häutchen.

Der Inhalt dieser Alveolen färbt sich stellenweise deutlich mit Schleimfärbemitteln.

An Querschnitten durch den ganzen Nabelstrang sieht man dieses eigenthümliche Zwischengewebe an der Oberfläche der Gefäße im unmittelbaren Zusammenhange mit dem Bindegewebe des Nabelstranges.

Färbt man die Schnitte nach Unna mit saurem Orceïn, so findet man die bereits am frischen Isolationspräparat gemachte Beobachtung bestätigt, dass nämlich in diesem Zwischengewebe auch einzelne längsverlaufende, geschlängelte elastische Fasern vorkommen, welche oft durch quere Anastomosen die Muskelfasern überbrücken.

Endlich kann man im Intercellulargewebe spärliche Zellkerne beobachten. Die Mehrzahl derselben ist oval, abgeplattet, so dass sie im Profil stäbchenartig erscheinen, besitzt eine deutliche Kernmembran und sind dieselben entweder im Zuge der quergestellten

Alveolenwände gelegen (Fig. 13 *k*), oder in den Zwickeln zwischen mehreren solchen Wänden eingeschlossen. An Hämalaun-Eosin-Präparaten, an denen Zellprotoplasma und Alveolenwerk gleich gefärbt sind, glaubt man dann oft verästelte Zellen vor sich zu haben.

An Pikrofuchsin-Präparaten jedoch sieht man deutlich, dass die vermeintlichen sternförmigen Zellkörper eben so roth gefärbt sind, wie das übrige Bindegewebe, und dass ein zu den Kernen gehöriger Zellkörper deutlich nicht nachzuweisen ist. Das Aussehen dieser Zellkerne stimmt aber vollkommen mit dem der Bindegewebskerne des Nabelstranges außerhalb der Gefäße überein, so dass kein Zweifel sein kann, dass wir es hier mit Kernen von Bindegewebszellen zu thun haben, welche vielleicht als stark abgeflachte, verästelte Gebilde den Alveolenwänden dicht anliegen und daher der färberischen Isolation entgehen.

Wie Beobachtungen an Nabelsträngen jüngerer Föten und Embryonen lehren, handelt es sich bei den beschriebenen Gebilden um Reste der ursprünglichen Bildungszellen des Zwischengewebes.

Außerdem finden sich aber im Zwischengewebe auch zweifellose Wanderzellen (Fig. 14 *l*), wie dies schon die Beobachtung am überlebenden Gewebe des Kaltblüters ergeben hat und GARNIER (15) von der Schildkröte (Fig. 1) abgebildet hat. Ihre intensiv und gleichmäßig gefärbten Kerne lassen oft die bezeichnende, vielgestaltige Form, sowie einen umgebenden Protoplasmakörper erkennen; auch liegen sie meist in Lücken des Zwischengewebes.

Was die Muskelfasern anlangt, so sind dieselben, wie schon erwähnt, glattrandig und zumeist deutlich längsgestreift; wie die Querschnitte lehren, ist die Mehrzahl der Fasern auch hohl und, was für das Aussehen des Zwischengewebes von Bedeutung ist, kontrahirt. Die Kerne sind durchweg wurstförmig, wellig gebogen, oder sogar halbmondförmig auch ganz unregelmäßig zusammengedrückt und liegen in scharf begrenzten, hellen Räumen (Fig. 13, 14), wie dies bereits SCHWALBE (41) beschrieben hat.

Dieses Aussehen von Fasern und Zwischensubstanz erleidet nun je nach der Art des Fixirungsmittels mannigfache Veränderungen.

Im Wesentlichen ähnlich wie Pikrinsublimat sind die Bilder, welche man nach Anwendung einfach wässeriger Sublimatlösung, $^1/_6$%ige Chromsäure und FLEMMING's Gemisch erhält.

Die auffallende Größe der Lücken und straffe Spannung der dieselben trennenden Zwischenwände an allen diesen Präparaten, die nach der Fixirung in Wasser ausgewaschen zu werden pflegen, dürfte auf einer hierdurch bedingten Quellung des schleimigen Inhaltes beruhen.

An Präparaten aus absolutem Alkohol zeigt das Zwischengewebe ebenfalls deutlich eine vacuoläre Beschaffenheit, nur sind die Lücken viel kleiner und dichter; vielfach sind die Intercellularspalten so eng, dass das Bindemittel wie ein homogener Kitt erscheint, der aber durch seine Rothfärbung bei der Pikrofuchsinmethode seine Übereinstimmung mit dem Netzwerk in den weiteren Spalten erkennen lässt. Die Muskelfasern sind wieder größtentheils kontrahirt, ihre Querschnitte vollkommen glattrandig, während am Längsschnitte viele Fasern einen scheinbar gezähnelten Kontour besitzen, der aber durch Faltungen in der roth gefärbten Hülle hervorgerufen wird. An Schnitten aus $^1/_{10}\%$iger Osmiumsäure zeigt sich das Zwischengewebe größtentheils verquollen, undeutlich geworden und an seiner Stelle findet man zahlreiche kleinere und größere Tröpfchen, welche sich mit Congoroth, Orceïn etc. färben. Die Faserquerschnitte erscheinen rund oder oval, glatt oder mit diesem körnchenartigen Detritus besetzt.

In $^1/_4\%$igem Palladiumchlorid hat das ganze Zwischengewebe das Aussehen einer einheitlichen Masse angenommen, in der man nur spärlich Lücken und ganz verwaschene, quer zwischen den Muskelfasern ausgespannte Brücken sieht. Die Muskelfasern erscheinen vollkommen homogenisirt und dadurch treten die Oberflächenhüllen derselben deutlich, besonders am Querschnitte als scharfe Linien hervor.

An Schnitten aus Müller'scher Flüssigkeit erscheinen vor Allem die Muskelfasern dicker, mit glatten, stäbchenförmigen Kernen versehen, also in der Mehrzahl nicht kontrahirt. Die Intercellularräume sind eng und das Zwischengewebe vielfach auf eine homogene, an Pikrofuchsinpräparaten röthlich gefärbte Linie zusammengedrückt. Nur dort, wo weite Zwischenräume zwischen den Fasern sind, erkennt man das Alveolenwerk, jedoch unscharf, verwaschen, mit viel kleineren Lücken und ohne die ausgeprägte Querstellung ihrer Scheidewände, wie an Sublimatpräparaten.

Fassen wir nun die an den glatten Muskelfasern der Nabelstranggefäße des Menschen gemachten Beobachtungen zusammen, so kommen wir zu folgenden Schlüssen: Zwischen den Muskelfasern findet sich ein zartes, von Lücken durchsetztes Bindegewebe, welches schon an frisch isolirten Bündeln als undeutlich netzige, stellenweise querfaltige Zeichnung zu beobachten ist und welches mit dem Bindegewebe des Nabelstranges in unmittelbarem Zusammenhange steht.

Es besteht der Hauptmasse nach aus durchbrochenen, häutchenartigen Bildungen, aus einem Wabenwerk, dessen Scheidewände im optischen oder sehr dünnen wirklichen Durchschnitte ein Fasernetz vortäuschen kann. Außerdem finden sich in diesem Zwischengewebe spärliche elastische Fasern und zellige Elemente.

An der Oberfläche jeder Muskelfaser bildet es eine schlauchartige Hülle, welche sich dem jeweiligen Spannungszustande der Faser leicht anpassen kann, und welche im frischen Zustande in Form von meist leicht gewellten glänzenden Linien zwischen den Fasern in die Erscheinung tritt. Die Umhüllungen benachbarter Fasern sind durch das Wabenwerk ununterbrochen verbunden, sie sind nichts Selbständiges, wie das Sarkolemm der Skelettmuskelfasern, sondern nur ein durch die Oberfläche der Muskelzelle modificirter Theil des Zwischengewebes. Dort, wo dieses in breiten Intercellularspalten in größerer Masse frei zu beobachten ist, wird seine Natur leicht erkannt; wo jedoch die Muskelfasern dichter gedrängt erscheinen, da können die quer zur Längsachse der Muskelfasern gestellten Platten und Falten des Wabenwerkes und der Hüllen im Längsschnitte das Bild von Intercellularbrücken vortäuschen. Dies um so eher, wenn man sehr dünne Schnitte mit Tinktionsmitteln behandelt, welche Muskelzellen und Zwischengewebe gleichartig färben.

Das Wabenwerk ist in kontrahirten Gefäßwänden am deutlichsten; durch starke Dehnung oder Quellung verschwindet es und sind an seiner Stelle nur homogen erscheinende Scheidewände zwischen den glattrandigen Muskelfasern sichtbar, welche stellenweise das Vorhandensein einer formlosen Kittsubstanz vortäuschen können; eine solche ist als Bindemittel der Fasern jedoch nirgends nachweisbar.

Im Querschnitte erscheinen die Fasern stets glattrandig, ihre Hülle deutlich nachweisbar; sind die Faserquerschnitte durch weitere Räume getrennt, so kann man in den letzteren, wie am Längsschnitte das verbindende Wabenwerk beobachten. Intercellularbrücken im Sinne KULTSCHITZKY-BARFURTH's sind nicht vorhanden.

Das hier geschilderte, reichliche Vorkommen eines intercellulären Bindegewebes in glatter Muskulatur ist nicht etwas Vereinzeltes; in demselben Maße und in gleicher Weise fand ich es in der glatten Muskulatur der Speiseröhre bei vielen Reptilien; so bei Python molurus, Phrynosoma, Eumeces, Zamenis, Eryx jaculus u. A., ein Material, für dessen freundliche Überlassung ich Herrn Privatdocenten Dr. TH. BEER zu Danke verpflichtet bin. Das Bild, welches hier die glatte Muskulatur an Schnitten darbot, die in ZENKER'scher Flüssigkeit fixirt und in gewöhnlicher Weise gefärbt worden waren, entsprach vollkommen den Abbildungen, welche GARNIER (15) von der Speiseröhrenmuskulatur der Schildkröte gegeben hat: die glattrandigen Muskelfasern scheinen in ein weitmaschiges Netzwerk eingebettet. Unter Anwendung von Congoroth, Fuchsin oder Rubin ließ sich aber wieder leicht feststellen, dass es sich, wie in den Nabelstranggefäßen des Menschen um ein intercelluläres Fachwerk dünnster Häutchen handelte, welches an der Oberfläche der Muskelzellen eine zusammenhängende Hülle bildet; diese Hüllen erscheinen im optischen Durchschnitt wie längsverlaufende Bindegewebszüge zwischen den Muskelfasern, als welche sie Garnier auch aufgefasst hat (vgl. seine Fig. I, II, III bei *b*; die am unteren Ende der Fig. II dargestellten queren Verbindungsäste machen aber deutlich den Eindruck von Falten einer membranartigen Hülle, in welcher die geschrumpfte Muskelfaser steckt).

Dort, wo Follikel im Ösophagus sind, sieht man zahlreiche Leukocyten auch im Zwischengewebe der glatten Muskelfasern; außerdem ist es aber auch reicher an Bindegewebskernen, als das Zwischengewebe in den Nabelstranggefäßen. Das reichliche Vorhandensein eines solchen intercellulären Bindegewebes bei den Reptilien wird man wohl nicht mit Unrecht mit der enormen Dehnbarkeit ihrer Speiseröhre in Zusammenhang bringen dürfen.

Während in den Nabelstranggefäßen von vier-, fünf- und sechsmonatlichen menschlichen Embryonen das Zwischengewebe bereits fast das Aussehen wie beim Neugeborenen zeigt, nur dass eine größere Anzahl von Bindegewebskernen in demselben gefunden wird, bot dasselbe beim Kalbe und Fohlen an Präparaten aus Zenker'scher Flüssigkeit ein mehr homogenes, nur undeutlich vacuolisirtes Aussehen dar; auch färbte sich dasselbe kaum mit Eosin, so dass sich die verästelten und vielfach anastomosirenden Muskelzellen deutlich davon abhoben. In diesem reichen Zwischengewebe fanden sich wieder Bindegewebskerne, Leukocyten und elastische Fäserchen eingelagert.

Ein derberes Bindegewebe ist bekannterweise auch zwischen den Muskelfasern des Ductus deferens entwickelt, worauf ich noch zurückkomme. Hier möchte ich nur noch auf ein derartiges Beispiel hinweisen, welches das Vorkommen stärkerer Bindegewebszüge zwischen den einzelnen Muskelfasern in ausgezeichneter Weise zeigt; es ist dies die Muscularis mucosae des Froschmagens, von welcher bereits Gruenhagen (16) und besonders de Bruyne (8) (Fig. 6) gute Abbildungen gegeben haben. Hier lässt sich besonders an mittels Pikrorubin oder Pikronigrosin gefärbten Querschnitten der auch von de Bruyne geschilderte direkte Zusammenhang der intercellulären Balken mit dem Bindegewebe der Submucosa in ausgezeichneter Weise feststellen. Dieser Umstand, sowie das gelegentliche, allerdings, wie de Bruyne richtig bemerkt, seltene Vorkommen von Kernen in diesen Balken und ihre ungleichmäßige Dicke bewahren Einen auch vor der Vorstellung, dass man es hier mit einer durch die Fixation geronnenen und selbständig hervortretenden Kittsubstanz zu thun hat, wie dies Gruenhagen dargestellt hat. An meinen gut differenzirten Schnitten sehe ich auch, dass jede Muskelfaser einzeln von diesen Balken umschlossen wird und niemals auch nur zwei gemeinsam in einer Lücke liegen, wie de Bruyne meint. Auch finde ich in der Anordnung des Zwischengewebes keinen Unterschied zwischen den zwei Lagen der Muscularis mucosae, indem die innere Längsfaserschicht am Querschnitt dasselbe Aussehen darbietet, wie die äußere cirkuläre Lage. Gruenhagen, wie de Bruyne lassen die Faserquerschnitte die Bindegewebslücken nicht ganz ausfüllen; nach de Bruyne wäre dies an allen von ihm untersuchten Muskelhäuten die Regel; wir werden sehen, dass sich dieser Befund anders erklärt.

Nach diesen Erfahrungen war ich begierig zu sehen, welche Bilder die Darmmuscularis des Pferdes an ähnlich behandelten Schnitten darbieten werde. Im frischen Zustande war mir an diesem Objekt der Nachweis irgend eines Bindemittels nicht gelungen, vielmehr eine ungemein leichte Isolirbarkeit der Fasern aufgefallen.

Während an Nabelstrangdurchschnitten nach van Gieson-Färbung die Gefäße für das freie Auge eine bräunlich-gelbe Farbe zeigen — eine Folge der innigen Mischung rein gelb gefärbter Muskelfasern und roth gefärbten Bindegewebes — fällt an eben so behandelten Darmdurchschnitten vom Pferd eine fast rein gelbe Färbung der Muskelschichten auf, während die Submucosa mit ihrem derben Bindegewebe eine leuchtend rothe Farbe angenommen hat.

Bei mikroskopischer Untersuchung findet man an Längsschnitten der Muskelfasern dieselben nach Fixirung in Zenker's Flüssigkeit, Sublimat u. A. deutlich fibrillär gestreift, welche Streifung von Stelle zu Stelle von einem Verdichtungsknoten unterbrochen erscheint. Die Gesammtheit dieser Knoten verleiht dem Schnitte ein Aussehen, als wäre er mit einem unscharfen Messer angefertigt. Die Grenzen der Fasern sind als helle, geradlinige Spalten sichtbar, in denen man hier und da einen röthlich gefärbten, zarten, unregelmäßig gewellten Streifen verlaufen sehen kann. Die Fasern sind gelb gefärbt und zeigen keine Spur von quer über oder zwischen denselben verlaufenden Bildungen.

Die Bindesubstanz ist hier also jedenfalls auf ein Minimum reducirt.

Deutlicher tritt ihr Verhalten an Querschnitten hervor. Auch hier ist die Mehrzahl der Muskelfasern durch helle, anscheinend leere Spalten getrennt, offenbar eine Folge der Schrumpfkontraktion, welcher die Mehrzahl der Fasern verfallen sind. In diesen Spalten kann man nun bei genauer Beobachtung an günstigen Stellen roth gefärbte, feine Linien durchgehen sehen (Fig. 15 *C*), welche in ihrer Gesammtheit ein zierliches Netz bilden, in dessen Maschenräumen theils frei, theils mit einer oder mehreren Seiten, manchmal auch nur mit einer ausgezogenen Spitze (*f*), mit den Netzbalken in Verbindung die gelb gefärbten Faserquerschnitte gelegen erscheinen.

Während die Beobachtung dieser feinen Linien dort, wo sie die hellen Spalten zwischen den retrahirten Faserquerschnitten durchziehen, leicht ist, wird ihre Wahrnehmung zwischen eng an einander gepressten Querschnitten schwerer; an ganz frisch nach VAN GIESON gefärbten Präparaten kann man aber auch hier die Kontinuität des Netzwerkes beobachten, so dass jeder Faserquerschnitt von den benachbarten durch eine vollkommen geschlossene, roth gefärbte Umhüllung getrennt wird.

Dabei machen diese Umhüllungen nirgends den Eindruck von Fasern, die sich durchflechten würden, vielmehr deutlich den eines zusammenhängenden, einheitlichen Netzwerkes, welches an einzelnen Stellen zwickelartige Verdickungen zeigt, in denen dann auch meist ein Bindegewebskern beobachtet werden kann (Fig. 15 *C*, *b*). Wo dickere Bindegewebssepten die Muskulatur durchsetzen oder abgrenzen, hängt das roth gefärbte intercelluläre Netzwerk direkt mit denselben zusammen.

Dieses geschilderte Aussehen des Netzwerkes am Querschnitt, verbunden mit der Beobachtung der zarten, gelegentlich an Längsschnitten gesehenen längsverlaufenden Linien in den Spalten lässt kaum einen anderen Schluss zu, als dass wir es in den Balken des Netzwerkes mit Durchschnitten dünner Membranen zu thun haben, welche unter einander zusammenhängen und, indem sie jede Muskelfaser umhüllen, ein kontinuirliches Fach- oder Wabenwerk zwischen denselben bilden.

Die ungemeine Zartheit dieses Wabenwerkes erklärt einerseits seine Unsichtbarkeit im frischen Gewebe, andererseits seine leichte Zerreißlichkeit. Letztere, verbunden mit der Thatsache, dass die Mehrzahl der Fasern durch Schrumpfung von ihrer Umhüllung losgelöst ist, macht die leichte Isolirbarkeit der frischen Fasern verständlich.

Durch sein Verhalten gegen Pikrofuchsin und den direkten Zusammenhang mit zweifellosen, kernführenden Bindegewebsmassen wird andererseits die bindegewebige Natur dieses Wabenwerkes erwiesen. An Orceïnpräparaten sieht man auch zarte, elastische Fäserchen zwischen die Muskelzellen eindringen und einzelne derselben umspinnen. Auch das intercelluläre Bindegewebe ist an solchen Präparaten ganz gut sichtbar.

Wir haben demnach hier principiell dasselbe Verhalten, wie bei den Muskelfasern der Nabelstranggefäße; nur erscheint hier das Zwischengewebe auf die zarten Oberflächenumhüllungen der Fasern reducirt.

Dieses hier geschilderte Aussehen zeigt die überwiegende Mehrzahl der Faserquerschnitte; daneben finde ich jedoch im gleichen Präparate wesentlich andere Bilder, durch mannigfache Übergänge mit dem bisher beschriebenen verbunden.

Einmal stößt man, besonders in den oberflächlichen Lagen der Präparate, auf Bündelquerschnitte, welche aus verhältnismäßig größeren, ausgesprochen polygonalen Feldern zusammengesetzt werden, zwischen denen man keine Spalten, sondern nur äußerst dünne, von einer homogen erscheinenden Masse erfüllte Durchgänge wahrnehmen kann, welche nur unter günstigen Verhältnissen eine röthliche Färbung zeigen (Fig. 15 *A*). Es ist dies ein Bild, wie man es z. B. an Querschnitten aus MÜLLER'scher Flüssigkeit zu sehen gewohnt ist.

Endlich findet man daneben Partien, in denen die Zwischenräume zwischen den Faserquerschnitten etwas breiter, jedoch immerhin nicht so breit wie zwischen den gänzlich retrahirten Querschnitten sind. Außerdem sind sie mehr abgerundet, zeigen einen fein gezähnten oder gezackten Rand und scheinen mittels dieser brückenartigen Zacken verbunden zu sein (Fig. 15 *B*).

Bei aufmerksamer Betrachtung kann man aber in einzelnen Spalten noch eine zarte, röthlich gefärbte Scheidelinie (Fig. 15 *B*, *s*) zwischen den gezähnten Rändern durchgehen sehen, so dass die Zähnelung einer Faser niemals direkt mit der der Nachbarfasern zusammenhängt. Fehlt jedoch die Rothfärbung dieser Zwischenlinie, wie dies an älteren VAN GIESON-Präparaten oder an Hämalaun-Eosin-Präparaten meist der Fall ist, dann hat man das täuschende Bild durch Intercellularbrücken verbundener Faserquerschnitte vor sich, ein Bild, wie es KULTSCHITZKY, BARFURTH und seine Schüler beschrieben haben und wie es z. B. auch STÖHR (42) in Fig. 42 *A* von einem mittels ZENKER'scher Flüssigkeit fixirten Kaninchendarm abbildet.

Vergleicht man diese drei geschilderten Bilder, welche in Fig. 15 *A*, *B*, *C* aus demselben Schnitte, bei gleicher Vergrößerung dargestellt sind, so sieht man, dass die Intercellularräume in dem

Maße an Breite zunehmen, als die Faserquerschnitte an Durchmesser abnehmen, wobei auch die polygonale Form der letzteren in eine abgerundete übergeht. Bei der Unregelmäßigkeit der Querschnittsfelder ist eine Aufstellung von verlässlichen Maßen, welche dieses reciproke Verhältnis zum Ausdrucke gebracht hätte, unmöglich, und habe ich mich mit der möglichst genauen Nachbildung der Größenverhältnisse mittels des Zeichenprismas von OBERHÄUSSER begnügt.

Es kann wohl kaum zweifelhaft sein, welches dieser drei Bilder der Norm entspricht, da *B* und *C* zu sinnfällig verschiedene Schrumpfungsstadien von *A* darstellen.

Die zarten, Kittstreifen ähnlichen Durchgänge *s* in *A* entsprechen der Zwischensubstanz, welche in Fig. 15 *C* deutlich als roth gefärbtes Netz sichtbar wird und auch in Fig. 15 *B* in Gestalt der Scheidewände zwischen einzelnen Faserquerschnitten hervortritt. Die Faseroberflächen schließen in *A* dicht an die Zwischensubstanz an, sind mit derselben verbunden, ähnlich wie der Inhalt einer Skelettmuskelfaser mit dem Sarkolemm, wie dies als nothwendig für die Mechanik der Zugwirkung auch der glatten Muskelfasern vorausgesetzt werden muss. In *B* haben sich durch einen leichten Schrumpfungsvorgang im kontraktilen Inhalt, wahrscheinlich durch den Beginn einer Schrumpfkontraktion die Oberflächen theilweise vom Zwischengewebe losgelöst, sind aber mit demselben noch vielfach durch Brücken in Verbindung geblieben, welche am Querschnitt als spitzenartige Fortsätze erscheinen. In Fig. 15 *C* endlich ist die Loslösung bei vielen Fasern vollständig geworden, nur hier und da stehen dieselben noch mit einer Fläche oder mittels eines spitzenartigen Fortsatzes mit der Oberflächenhülle in Verbindung (Fig. 15 *C* bei *f*).

Dadurch entsteht zwischen den Faseroberflächen und den Scheidewänden ein heller Spaltraum, und diese Spalträume sind es, welche DE BRUYNE (8) als Kittsubstanz gedeutet hat.

Fragen wir uns nach der auffälligen Thatsache, dass solche partielle Loslösungen der Fasern von ihrer Oberflächenumhüllung — ein Vorgang, welcher durch die an der überlebenden Darmmuskulatur beobachtete Vacuolenbildung am Rande der Fasern (s. o. p. 221) eingeleitet werden dürfte und am besten mit der Schrumpfung einer Knorpelzelle innerhalb der Kapsel oder des hämoglobinhaltigen Theiles eines Tritonblutkörperchens innerhalb des Stromas im Beginne der Borsäurewirkung verglichen werden kann, wobei auch stets spitzenartige Verbindungen mit der Kapsel, beziehungsweise der Randschicht des Stromas stehen bleiben — an den Fasern der Nabelstranggefäße nicht zu sehen waren, so müssen wir uns vor Augen halten, dass bei diesem Schrumpfungsvorgange ein Zug an der unmittelbaren Umhüllung des kontraktilen Faserinhaltes ausgeübt wird. Während nun bei den Muskelfasern des Pferdedarmes nach der geschilderten Einrichtung dieser Zug bei gleichmäßiger Schrumpfung benachbarter Fasern die gemeinsame Scheidewand gleichsam in einer starren, unnachgiebigen Lage erhält, die Scheidewand also dem Zuge nicht folgen kann, haben wir zwischen den Hüllen der Fasern in den Nabelstranggefäßen ein Alveolenwerk mit dehnbaren Wänden, welches dem bei der Schrumpfung auftretenden Zuge in der Querschnittsrichtung folgt, angespannt wird, so dass diese Zugwirkung nicht im Stande ist die Verbindung der Faser mit der Oberflächenumhüllung zu lösen.

Demnach müssen wir die an Querschnitten glatter Muskelfasern zu beobachtenden, Intercellularbrücken ähnlichen Verbindungen, wie sie Kultschitzky und Barfurth beschrieben haben, als ein Kunstprodukt bezeichnen, entstanden durch die Schrumpfung der kontraktilen Faserzellen innerhalb einer im gewissen Sinne unnachgiebigen Hülle.

Zur weiteren Unterstützung dieser Auffassung führe ich Beobachtungen an den Muskelfasern des Ductus deferens vom Menschen an. Von diesen Muskelfasern ist es lange bekannt, dass sie eine Hülle besitzen und »ein zartes Bindegewebe als Bindemittel« erkennen lassen (Kölliker, 26).

Im distalen Abschnitt besteht die Muskelhaut des Ductus deferens aus drei Schichten: einer inneren schwach, einer äußeren ziemlich mächtig entwickelten Längsfaserschicht, und einer mittleren Ringfaserschicht. Sämmtliche Schichten sind ungemein reich von Bindegewebe durchsetzt, was am besten an nach van Gieson gefärbten Querschnitten in die Augen springt. In dieses derbe Bindegewebe erscheinen Muskelbündelchen eingelagert, welche aus zwei bis zwölf Fasern bestehen; es finden sich aber auch einzelne Fasern ringsum von fibrillärem Bindegewebe umschlossen.

An einem lebenswarm in Zenker'scher Flüssigkeit fixirten Samengange von einem Hingerichteten zeigten nun die Querschnitte dieser Fasern das mannigfaltigste Aussehen (Fig. 16), Bilder, welche sich zwanglos an einander reihen und uns eine klare Vorstellung über die Veränderungen der Fasern durch den Fixirungsvorgang gewinnen lassen.

In der mittleren cirkulären Schicht erscheinen die Fasern ungemein dicht durch einander geflochten, und zwar nicht in rein ringförmig verlaufenden Lagen, sondern in schräg gestellten Touren, die sich unter stumpfen Winkeln durchkreuzen, eine Einrichtung, die für die Vorwärtsbewegung des Inhaltes von Bedeutung sein muss. Außerdem fällt an den längsgetroffenen Fasern die ebenfalls bereits von Kölliker erwähnte Thatsache auf, dass dieselben theilweise eine außerordentlich scharf hervortretende fibrilläre Struktur besitzen, förmlich in Fibrillen zerfallen sind, so dass ihre Grenzen sich an gewöhnlich gefärbten Präparaten schwer wahrnehmen lassen. Jede Faser besitzt jedoch eine oder mehrere Stellen, an denen sich diese losen Fibrillen, theilweise oder in ihrer Gesammtheit, zu einem keine Längsstreifung zeigenden, verdichteten Abschnitte vereinigen.

Demnach kann ein und dieselbe Faser, je nach der Höhe, in der sie getroffen ist, verschiedene Querschnittsbilder geben. Am leichtesten verständlich sind Bündelquerschnitte, wie sie in Fig. 16 bei *a* abgebildet sind. Sie entsprechen im Allgemeinen dem gewohnten Ansehen von Querschnitten glatter Muskelfasern aus Müller'scher Flüssigkeit: unregelmäßige, sphärisch-polygonale Felder von homogenem Aussehen und verschiedener Größe erscheinen durch helle Durchgänge, die den Eindruck von Kittlinien machen, getrennt. In den größten dieser Querschnittsfelder sieht man auch einen Kern, die kleineren sind kernlos. Das ganze Bündelchen erscheint von Bindegewebe (*h*) umhüllt, dessen fibrilläre Struktur leicht erkannt wird, während über die Natur der die Felder trennenden Linien an gewöhnlich (Hämalaun-Eosin, Karmin) gefärbten Präparaten nichts Bestimmtes ausgesagt werden kann.

Der Umstand, dass eine fibrilläre Punktirung hier nicht zu sehen ist, in Verbindung mit den geschilderten Längsansichten lässt uns erkennen, dass es sich hier um Durchschnitte verdichteter Faserabschnitte handelt.

Daneben findet man rundliche Querschnittsfelder, welche eine deutliche fibrilläre Punktirung zeigen (*b*); der fibrilläre Inhalt wird gegen das umgebende Bindegewebe durch eine scharfe, mit Eosin etwas stärker färbbare Linie vom umgebenden Bindegewebe abgegrenzt (*h'*).

Besonders deutlich tritt diese Grenzlinie an Faserquerschnitten hervor, an denen sich der kontraktile Inhalt durch Schrumpfung retrahirt hat (Fig. 16 *c*—*f*). Man sieht dann im derben Bindegewebe eine scharfrandige Lücke, deren Rand (*h'*) etwas intensiver mit Eosin gefärbt ist, als das unmittelbar anschließende Bindegewebe (*h*) und im Inneren der Lücke liegt der Querschnitt der geschrumpften Faser. Unter Zuhilfenahme der Pikrofuchsintärbung erscheint letzterer gelb, der Rand der Lücke roth, wie das umgebende Bindegewebe gefärbt. Man wird leicht erkennen, dass man es hier mit dem Durchschnitte einer membranartigen Hülle der Muskelfaser zu thun hat, welche in der Regel dem Faserinhalte direkt aufliegt, bei Schrumpfungsvorgängen des letzteren jedoch ihre Zugehörigkeit zum Bindegewebe zeigt, in dem sie als Randschicht desselben in situ bleibt, ohne dem Zuge der schrumpfenden Faser zu folgen.

Der Inhalt dieser Schläuche bietet nun ein sehr mannigfaches Aussehen. In vielen Fällen erscheint er nur theilweise von seiner Umhüllung abgelöst; die Faser liegt dann mit einem Theile ihres Umfanges glatt und dicht der Schlauchwand an (Fig. 16 *c*), während der übrige, im Schlauch freiliegende Rand entweder ebenfalls glatt (Fig. 16 *d*, *mf*), oder wie gezähnt, mit dornartigen Zacken besetzt erscheint (Fig. 16 *c*).

Andere Fasern liegen gleichmäßig geschrumpft mitten im Schlauch, sind aber mit demselben durch länger oder kürzer ausgezogene Fortsätze in Zusammenhang geblieben (Fig. 16 *d*, *e*). Sehr eigenthümlich gestaltet sich dieses Bild, wenn die Fasern eines ganzen Bündelchens dieses Verhalten zeigen (Fig. 16 *d*). Im Bündel selbst dringt zwischen die einzelnen Fasern nur eine ganz dünne Lamelle des Bindegewebes, eben das geschilderte Oberflächenhäutchen zwischen die Fasern ein (*h'*) und bildet ein Scheidewandsystem, wie ich es bei den Darmmuskeln vom Pferd geschildert habe. An diese Scheidewände heften sich wie fadenförmige Brücken die Fortsätze, mittels derer die geschrumpften Faserzellkörper mit ihrer Hülle in Zusammenhang geblieben sind.

So entstehen Bilder, als wären die Faserquerschnitte durch lange Intercellularbrücken verbunden, während dünne Scheidewände in gleichen Abständen von den Querschnitten die Intercellularräume durchsetzen; diese Bilder stimmen im Wesentlichen mit den in Fig. 15 dargestellten Querschnitten von der Darmmuskulatur des Pferdes überein, nur dass im Ductus deferens durch die Dicke der Fasern und die Mächtigkeit des Bindegewebes alle Verhältnisse viel derber und schon bei schwächerer Vergrößerung deutlich hervortreten. Fragen wir uns nun nach der Natur dieser scheinbaren Intercellularbrücken, so scheint mir durch die vorangehenden Auseinandersetzungen, besonders jedoch durch die Beobachtung solcher stachelförmiger Fortsätze an der Oberfläche einzelner, rings von Bindegewebe umschlossener Faserquerschnitte der Beweis erbracht, dass es sich nur um Schrumpfungserscheinungen der kontraktilen Faserzellen handelt. Behalten wir dabei im Auge, dass letztere nach den Untersuchungen von Kölliker (25), Engelmann (12) u. A., wie die Skelettmuskelfasern aus kontraktilen Fibrillen und einer dieselben verbindenden Masse, welche interstitielle Körnchen enthalten kann, daher wohl als Sarkoplasma bezeichnet werden muss, besteht, so ist es klar, dass die lang ausgezogenen Fortsätze an den Faserquerschnitten nur diesem Sarkoplasma angehören können.

Als bester Beweis dafür können Querschnittsbilder von Fasern des Ductus deferens dienen (Fig. 16 *f*), an denen man innerhalb der Hülle *h'* nur noch ein zartes Netzwerk wahrnehmen kann, aus dessen Lücken sich offenbar durch starke Verkürzung die Fibrillen vollständig zurückgezogen haben, während das sarkoplasmatische Netz in Verbindung mit der Oberflächenhülle geblieben ist.

Bei Bildern, wie Fig. 16 *c* eines wiedergiebt, könnte man allerdings auch daran denken, dass die gleichmäßigen, dornartigen Höcker an der Oberfläche des Faserquerschnittes einer Fibrillenlage entsprechen, welche nicht in die Verdichtung der übrigen Faser mit einbezogen worden ist.

Nachdem ich an Muskelfasern so verschiedener Art übereinstimmende Erfahrungen gemacht hatte, zog ich auch die von anderen Autoren mit Vorliebe untersuchten Objekte in den Kreis meiner Betrachtung, nämlich die Darmmuskulatur der Katze, des Hundes und des Frosches.

Ein längliches Darmstückchen der Katze wurde in zwei Theile geschnitten, wovon der eine in gesättigte wässerige Sublimatlösung allein, der andere in eben solche mit Zusatz von 5% Eisessig gebracht wurde. Es wurden Längsschnitte angefertigt, so dass die mächtige innere Ringfaserschicht quer getroffen erscheint. Durch Verkürzung (Kontraktion) der Längsfaserschicht erscheint die Schleimhautfläche konvex gewölbt, die Serosa in Falten gelegt. Dieser Zustand musste bei seinem Entstehen in den äußeren Lagen der Ringmuskelschicht eine leichte Kompression der Muskelfasern, in den unmittelbar an die Submucosa grenzenden eher einen Zug in der Richtung gegen die Schnittränder bewirken.

Untersucht man nun die Querschnittsbilder der Fasern am ungefärbten Schnitt, so gewähren dieselben durchaus nicht überall dasselbe Aussehen und fällt zunächst, besonders in dem ohne Säurezusatz fixirten Stücke auf, dass rundliche Faserquerschnitte, welche eine deutliche Punktirung als Ausdruck ihrer fibrillären Struktur und dazwischen mannigfach verdrückte, bandförmig abgeflachte, welche homogen und stark lichtbrechend erscheinen, bunt durch einander gewürfelt erscheinen; ein Bild, das ich bereits oben erklärt und in Fig. 6 abgebildet habe.

Färbt man einen solchen Schnitt mit Pikrofuchsin oder -rubin, so findet man, anstoßend an die lebhaft roth gefärbte Submucosa, die gelb gefärbten Faserquerschnitte getrennt durch ein verhältnismäßig reich entwickeltes, ebenfalls intensiv roth gefärbtes Balkenwerk (Fig. 18 *b*), welches leicht als eine direkte Fortsetzung des Bindegewebes der Submucosa erkannt wird. Die Faserquerschnitte erscheinen meist abgerundet und lassen eine Fibrillenpunktirung nicht erkennen. Bei *c* war eine Lücke im Balkenwerk, in der der Durchschnitt einer Kapillare wahzunehmen war.

Weiter gegen die tieferen Lagen werden die Querschnitte ausgesprochen polygonal (Fig. 19), rücken enger an einander, so dass man sie nur durch zarte, röthliche Linien getrennt sieht. Die gelb gefärbten Querschnittsfelder sind deutlich punktirt und füllen die Maschenräume vollkommen aus; nur bei *a* lag der Querschnitt eines Faserendes durch einen Spaltraum getrennt in der Mitte der roth gefärbten Umsäumung. Diese macht im Ganzen einen homogenen Eindruck, nur an einigen Stellen (*l* und *l'*) wich sie aus einander, um kleine Lücken frei zu lassen.

An anderen Stellen, und zwar in den tieferen Lagen gegen die Längsmuskelschicht zu, erscheinen die polygonalen Querschnitte nicht mehr von geraden Linien begrenzt, sondern zeigen feine wellen- oder zickzackförmige Kontouren (Fig. 20), so dass das einzelne Querschnittsfeld an seiner Oberfläche eine Art Zähnelung zeigt, welche in die der Nachbarfaser eingreift, ein Bild, wie es Barfurth in seiner Fig. 1 und 3 abgebildet hat. Solche Stellen können leicht den Eindruck machen, als seien hier die Faserquerschnitte durch Intercellularbrücken verbunden. Dieser Eindruck wird um so täuschender, wenn man nicht reine Querschnitte, sondern Schrägschnitte vor sich hat.

An Präparaten jedoch, an denen sich das zarte Zwischengewebe durch konstrastirende Färbung vom Zellkörper abhebt, erkennt man, dass die Zähnelung der Oberfläche einer in Längsfalten gelegten Hülle, beziehungsweise einer kannelirten Oberfläche der Faser entspricht, wie dies Barfurth und seine Schüler beschrieben haben. Die beste Vorstellung des geschilderten Verhaltens giebt die Fig. 4 *a* von Klecki, bei deren Betrachtung gewiss Jedermann den Eindruck empfangen wird, dass es sich hier um schräg getroffene Längsfaltungen einer Substanz zwischen den Fasern handelt und nicht um Intercellularbrücken.

Da man diese Bilder nur in den mittleren und tieferen Partien des Schnittes trifft, wo durch die Verkürzung der angrenzenden Längsmuskellage eine Art Kompression entsteht, wird man das Zustandekommen der Faltungen wohl theilweise auf Rechnung dieser Kompression setzen dürfen.

Endlich findet man noch Gruppen von Faserquerschnitten, welche die Maschenräume des roth gefärbten Netzwerkes (Fig. 21 *b*) nicht mehr vollkommen ausfüllen, sondern verschiedene Grade der Schrumpfung, Retraktion innerhalb derselben zeigen. Einzelne Fasern (*a*, *a'*) sind noch mit einem mehr oder minder großen Theil ihrer Oberfläche in Verbindung mit den roth gefärbten Balken und zeigen unregelmäßige, aber desto leichter erkennbare Schrumpfungserscheinungen. Andere sind sehr regelmäßig geschrumpft in der Weise, dass sie durch zackenartige Fortsätze ringsum mit ihrer Umhüllung in Verbindung geblieben sind. Die Zacken der einen Faser sind von denen der benachbarten nur durch die roth gefärbte Linie *b* getrennt, die ja de Bruyne zuerst gesehen hat. Träte diese Linie nicht durch die Färbung deutlich hervor, so hätte man das täuschende Bild von Querschnitten vor sich, die durch Intercellularbrücken verbunden sind.

An den Schnitten des in Sublimat-Eisessig fixirten Darmes findet man sogar Stellen, an denen sich die Fasern, ähnlich wie ich dies vom Pferdedarm beschrieben habe, gänzlich retrahirt haben (Fig. 17), so dass ihre Querschnitte frei in den Lücken des Maschenwerks liegen. Diese Retraktion muss jedoch auch in der Längsrichtung der Fasern stattgefunden haben, da man einzelne Lücken ganz leer (Fig. 17) oder nur von einigen Punkten (Fibrillendurchschnitten?) (Fig. 21 *d*) erfüllt findet.

Der Eisessigzusatz hat das intercelluläre Bindegewebe auch zur Quellung gebracht, es erscheint besonders in den Zwickeln, wo mehrere Fasern zusammenstoßen, aber auch in den Intercellularspalten verbreitert. Dieser Umstand, sowie der direkte Zusammenhang mit stärkeren Bindegewebsbalken (Fig. 17 *b*, Fig. 21 *B*) lässt auch hier wieder keinen Zweifel über die bindegewebige Natur dieses die Fasern trennenden Fachwerks.

Andererseits zeigte die Verschiedenartigkeit der Querschnittsbilder, welche hier auf kleinem Raum neben einander getroffen werden und durch zahlreiche Zwischenstadien verbunden erscheinen, deutlich, dass wir es nur mit verschiedenen Erscheinungsformen der Muskelzellen zu thun haben, welche durch die Art und Weise zu Stande kommen, wie die kontraktionsfähigen Fasern durch das Fixirungsmittel abgetödtet werden.

Ähnliche Verhältnisse fand ich im Allgemeinen an der Mastdarmmuskulatur des Hundes. An Querschnitten der in VAN GEHUCHTEN's Gemisch (Alkohol-Chloroform-Eisessig) fixirten Muskelfasern erscheinen dieselben nicht geschrumpft, aber stark kontrahirt. Sie füllen die Maschenräume ihres Bindemittels vollkommen aus, welches an Pikrorubinpräparaten als zartes, gleichmäßiges und deutlich roth gefärbtes Scheidewandsystem zwischen den gelb gefärbten Faserquerschnitten durchgeht, ähnlich wie ich es in Fig. 18 von der Katze dargestellt habe.

An den Längsschnitten sieht man, entsprechend der Verkürzung der Fasern, die Serosa in enge Falten gelegt; von diesen Falten ausgehend und mit ihnen gleich gerichtet, zieht eine feine, enge Querstreifung über die Muskelzellen, welche bei sorgfältiger Verstellung der Mikrometerschraube wieder als Fältelung der Umhüllung der Muskelzellen erkannt werden kann.

Vom Frosche wurde ein Stück des Pylorustheiles des Magens in Kochsalz-Sublimat fixirt. Die Muskelfasern zeigen sich nahezu nicht geschrumpft, wohl aber vielfach kontrahirt und schließen dicht an einander. An dünnen, mittels Pikrorubin gefärbten Paraffinschnitten zeigen dieselben an Längsschnitten auf den ersten Anblick ein Bild, wie es BOHEMAN in seiner Fig. 2 von der Darmmuscularis der Katze wiedergegeben hat: die Muskelfasern ziemlich breit, deutlich fibrillär längsgestreift, die Kerne gestaucht in Folge der Kontraktion. Die Fasern stoßen dicht an einander und zeigen dann als Grenze eine unregelmäßige Wellen- oder Zickzacklinie, welche durch ihre röthliche Färbung von dem gelb gefärbten, fibrillär gestreiften Zellkörper absticht.

Da und dort findet sich ein engerer oder weiterer Spaltraum zwischen zwei benachbarten Fasern, welcher dann von quergestellten, röthlich gefärbten, oft gegabelten Brücken durchsetzt erscheint. Diese Brücken machen dort, wo der Schnitt sehr dünn ist, den Eindruck von Fasern; an denselben fällt aber einmal auf, dass sie vielfach über die ganze Breite einer Faser hinwegziehen und so scheinbar zwei durch eine dritte, zwischengelagerte Faser getrennte Fasern verbinden und dann, dass man sie nirgends quergetroffen als Punkte sieht.

Bei guter Beleuchtung und aufmerksamer Beobachtung erkennt man jedoch, dass an den Stellen, wo man die scheinbaren Brücken über die Fläche einer Faser ziehen sieht, der Farbenton der Faser, der dort, wo man dieselbe wirklich im Längsschnitt vor sich hat, fast rein gelb ist, durch einen röthlichen Ton gedeckt erscheint und dass die Grenze zwischen diesen zwei Farbentönen sehr häufig eine ganz scharfe ist. Mit anderen Worten, man empfängt den Eindruck, als sei an solchen Stellen eine dünne querfaltige Membran der Faser aufgelagert, welche in die welligen oder zickzackförmigen Grenzlinien zwischen den Fasern übergeht und nun an vielen Stellen durch den Schnitt von der Faseroberfläche abgetragen worden ist.

Bei der Dünnheit dieser Membran kann man dieselbe dort, wo sie der Muskelzelle glatt aufliegt, kaum wahrnehmen, da auch ihre Färbung eine ganz schwache ist. Die Membran tritt aber deutlich hervor dort, wo sie Falten bildet, welche dann als quere Brücken erscheinen oder, wo sie im optischen Durchschnitt gesehen wird, wie dies zwischen den Fasern der Fall ist, wo sie uns dann als die vielfach besprochene wellige oder zickzackgebogene Grenzlinie wahrnehmbar wird.

Mit zweifelloser Klarheit treten die so eben geschilderten Verhältnisse an Präparaten hervor, welche mittels Pikronigrosin gefärbt worden sind; Fig. 22 soll eine Vorstellung davon geben. Die Muskelzellen (*f*) erscheinen grünlich gelb oder deutlich fibrillär gestreift; gegenseitig grenzen sie sich durch intensiv blaugrün gefärbte, wellig gebogene Linien (*h'*) ab, welche Linien meist einfach sind, so dass dort, wo sie sich mit einer Muskelzelle retrahirt haben (*m*), die gegenüberliegende Zelle (*m'*) an dieser Stelle hüllenlos erscheint. An manchen Stellen jedoch weichen die Linien (bei *h''* z. B.) aus einander und lassen dann Lücken oder Spalten zum Durchtritt von Blutkapillaren, elastischen Fasern, Nerven u. s. f.; vielfach lassen sich diese Grenzlinien nun ganz deutlich in Membranen an der Oberfläche der Muskelzellen verfolgen, welche durch ihren blass-blaugrünen Ton besonders dort erkenntlich sind, wo sie, zum Theil durch den Schnitt von den Fasern abgetragen (*h*), mit scharfen Rändern sich von dem gelb gefärbten kontraktilen Inhalt absetzen. Oft schaut letzterer nur wie durch ein Fenster hervor (*f'*), wenn die Faser nur an einer konvexen Stelle durch den Schnitt gekappt erscheint. An eben so gefärbten Querschnitten erhält man wieder ein Bild, wie es z. B.

Boheman in seiner Fig. 4 abbildet und wie es meine Fig. 18 darstellt: die polygonalen oder rundlichen Faserquerschnitte, welche grünlich gelb gefärbt erscheinen, sind in ein nahezu blauschwarzes Netzwerk eingetragen, welches den Eindruck einer Kittsubstanz macht. Die Ungleichmäßigkeit der Balken dieses Netzwerkes, sein direkter Zusammenhang mit dem gleichgefärbten Bindegewebe der Submucosa oder des Peritoneums, sowie der Vergleich mit dem geschilderten Längsschnittbilde lässt jedoch keinen Zweifel, dass wir es mit einem Zwischengewebe bindegewebiger Natur zu thun haben, das in Form von zarten Häutchen die Muskelzellen umhüllt. Querfaltenbildungen dieser Häutchen, durch die Kontraktion der Muskelzellen entstanden, täuschen am Längsschnitt vielfach das Bild von Intercellularbrücken vor.

III. Epikrise.

Fragen wir uns nun, wie das Ergebnis dieser Untersuchung mit den bisherigen Anschauungen der Autoren in Einklang gebracht werden kann, so habe ich bereits im Vorstehenden wiederholt die Übereinstimmung meiner Beobachtungen am Präparat mit jenen verschiedener anderer Untersucher feststellen können.

Alle die verschiedenartigen Bilder, welche ich hier geschildert habe, trifft man auch schon bei dem einen oder anderen Autor in mehr oder minder großer Genauigkeit wiedergegeben; was jedoch bisher gefehlt hat, das ist eine einheitliche Auffassung und Deutung des Gesehenen.

Im Folgenden sollen kurz die Gründe hierfür aus einander gesetzt und gezeigt werden, dass alle die im Einzelnen weit aus einander gehenden Anschauungen ungezwungen erklärt werden können, wenn man 1) die Befunde an der frischen, isolirten Muskelzelle, 2) die Veränderlichkeit derselben durch mechanische oder chemische Einflüsse, 3) das bereits von anderen Autoren nachgewiesene Vorkommen eines geformten Bindemittels zwischen den Muskelzellen, und 4) die im Vorstehenden nachgewiesene Möglichkeit einer färberischen Trennung bindegewebiger und protoplasmatischer Substanz im Auge behält.

Betrachten wir von diesen Gesichtspunkten aus zunächst die Anschauung jener Autoren, welche »Intercellularbrücken« nur am Querschnitte der glatten Muskelfasern sehen und dieselben als längsverlaufende, niedrige Leisten auffassen, die optisch als eine feine, etwas unregelmäßig verlaufende Längsstreifung der Muskelzellen in die

Erscheinung treten, so hat Barfurth (1), der Hauptvertreter dieser Ansicht, die »Intercellularbrücken« in vielen Fällen vermisst und an ihrer Stelle deutlich eine durch ihren Glanz ausgezeichnete Kittsubstanz gesehen. Diese »Kittsubstanz« soll sich intensiv mit Eosin, Vesuvin, kurz mit Plasmafärbemitteln färben. Diese Färbemittel gestatteten es Barfurth nicht, die mikrochemische Verschiedenheit des Bindemittels und der Muskelzellen zu erkennen. Wie die Ergebnisse der Pikrofuchsinfärbung lehrten, ist diese Kittsubstanz nichts Anderes, als das intercelluläre Bindegewebe, welches dort, wo die Muskelfasern nicht geschrumpft sind, den Eindruck von Kittlinien macht.

Die Flüssigkeiten, welche Barfurth als am günstigsten zum Nachweise der »Intercellularbrücken« bezeichnet, Chromessigsäure und $^1/_6\,^0/_0$ige Chromsäure, bewirken, wie ich von letzterer gezeigt habe, eine leichte Schrumpfung der Fasern und lassen die fibrilläre Struktur derselben deutlich hervortreten. Am Querschnitte wird man demnach Bilder, wie sie den Figg. 15 *B* und 21 entsprechen, erhalten, am Längsschnitte die von Barfurth beschriebene Längsstreifung als Ausdruck der fibrillären Struktur und der rinnenförmigen Einsenkungen zwischen den Sarkoplasmafirsten, welche mit der bindegewebigen Umhüllung der Faser in Zusammenhang geblieben sind. Damit erklärt sich auch die Angabe Barfurth's, dass die »Intercellularbrücken« am schönsten auch an Querschnitten von Fasern zu sehen sind, die durch Kontraktion den Zusammenhang mit benachbarten Fasern bereits verloren haben.

Dass Barfurth an solchen Stellen das an seinen Objekten schwach entwickelte Zwischengewebe übersehen konnte, erklärt sich daraus, dass er vornehmlich mittels Kernfärbemitteln (Boraxkarmin, Hämatoxylin) gefärbte, stark aufgehellte und sehr dünne Schnitte (nicht über 5 μ) untersucht hat, in welchen das Zwischengewebe in der That unsichtbar wird. Klecki (23) hat, obwohl er im Allgemeinen die Ansicht Barfurth's bestätigte, unbewusst auch bereits das membranöse Zwischengewebe in seiner Fig. 4 *a* abgebildet, dessen Längsfaltung im Querschnitte Intercellularbrücken vortäuscht, wie ich schon bemerkt habe.

Deutlich sah jedoch Werner (45) dieses Zwischengewebe in Form zarter Zwischenwände sowohl am Längsschnitte (Fig. 4) als am Querschnitte (Fig. 1), und hat er dasselbe richtig als eine differenzirte Umhüllungsschicht, welche die scharfe Abgrenzung der Muskelfaser bewirkt, gedeutet und auch gesehen, dass dieselbe sehr innig mit dem Bindegewebe zusammenhängt.

Demnach war WERNER eigentlich nicht mehr berechtigt, von Intercellularbrücken zu sprechen, und zeigt seine Fig. 2 auch deutlich, dass »die kurzen und langen Zellbrücken« nur verschiedenen Graden der Schrumpfung ihre Entstehung verdanken. Aber auch an Längsschnitten durch Darmmuskelfasern der Katze sah WERNER bereits die durch Verkürzung der Muskelfasern entstandenen Querfalten der Umhüllungsmembran als »außerordentlich deutliche Querstreifung« der Fasern, über deren Zustandekommen er die Ansichten zahlreicher Autoren anführt.

Die von KULTSCHITZKY und BARFURTH beschriebenen »Intercellularbrücken« haben also mit dem intercellulären Bindegewebe nichts zu thun; dass letzteres aber zur Verwechselung mit denselben Veranlassung gegeben hat, wie dies neuestens GARNIER (15) und HOEHL (22) behaupten, geht zur Genüge aus der Arbeit von BOHEMAN (6) hervor; wir kommen damit zur Besprechung jener Arbeiten, welche das Vorhandensein von Bindegewebe zwischen den glatten Muskelfasern nachgewiesen haben.

Diesen Nachweis hat zuerst DE BRUYNE (7) mit aller Bestimmtheit erbracht. Er beschreibt in der Muskulatur des Darmes vom Frosch und Meerschweinchen »ein Maschenwerk oder Reticulum von verschiedener Dichtigkeit, welches die Muskelfasern eng umflicht. Nicht selten kann man einzelne Bälkchen der Länge nach in einem interfibrösen Spaltraum verfolgen. Durch die seitlichen Äste und Anastomosen dieser Bälkchen täuschen sie eine Hülle von Zähnchen vor, welche sich zu ähnlichen Zähnchen benachbarter Fasern begeben. Das Ganze erinnert an Intercellularbrücken. Das ist aber nur eine optische Täuschung; bei Gebrauch der Mikrometerschraube sieht man das Netz«.

Während DE BRUYNE die Fasern dieses Netzwerkes nun einerseits als Ausläufer von stern- oder spindelförmigen Zellen bezeichnet, betont er andererseits, dass die innige Verbindung dieses intramuskulären Netzes mit den Elementen der Schleimhaut und Serosa, sein Aussehen und seine chemischen Eigenschaften keinen Zweifel über seine bindegewebige Natur lassen.

Sieht man ab von dem Umstande, dass DE BRUYNE ein Fasernetz sieht, wo ich Durchschnitte durch ein Alveolenwerk oder Faltungen eines membranösen Zwischengewebes beschrieben habe, eine Differenz, welche sich leicht aus der Verschiedenheit unserer Technik erklären lässt, so entspricht seine Darstellung vollkommen der meinen und ist er auch der Erste, welcher die Ähnlichkeit des Bildes an Längsschnitten mit Intercellularbrücken erwähnt und richtig deutet.

Von dieser richtigen Deutung hat sich aber DE BRUYNE meiner Meinung nach in seiner ausführlichen Mittheilung (8) wieder weiter entfernt. Hier betont er mit Nachdruck, dass das netzartige Gitter zwischen den Muskelfasern aus den anastomosirenden Fortsätzen sternförmiger Zellen gebildet werde, obwohl seine Fig. 3 und 6 zweifellos die bindegewebige, von Zellen unabhängige Natur dieses Netzes erkennen lassen.

Neben diesem, die Muskelfasern einscheidenden Netz, welches zu Verwechselungen mit Intercellularbrücken Veranlassung geben kann, beschreibt DE BRUYNE aber nunmehr bei Säugethieren auch »Intercellularbrücken« im Sinne BARFURTH's, und zwar wählt er als Beispiel die Darmmuskulatur der Katze.

Wie ich, fand er am Querschnitte die Muskelfasern von sehr verschiedenem Aussehen: die einen stellen rundliche oder polygonale Felder dar, welche in den Maschen eines deutlichen Bindegewebsnetzes liegen; das Ganze ist in eine mehr oder weniger reiche Grundsubstanz eingelagert, den vereinigenden Kitt. Die anderen erscheinen an ihrer Oberfläche in gleichen Zwischenräumen von kleinen Stacheln besetzt, welche bis zur Länge der Bindegewebsbälkchen heranreichen können. Die dritten endlich stehen mittels ihrer seitlichen Verlängerungen in Verbindung mit gleichartigen Bildungen benachbarter Faserzellen und stellen so wirkliche Vereinigungsbrücken dar. In letzterem Falle sieht man fast immer eine dunkle Linie senkrecht zur Richtung der Brücken, welche meist in gleichen Abständen zwischen den vereinigten Fasern hinzieht. Zwischen diesen drei Erscheinungsweisen giebt es unmerkliche Übergänge; wo das Bindegewebe zwischen den Fasern sehr zart wird, stellt es die beschriebene Linie dar.

Diese Darstellung DE BRUYNE's, sowie seine schematischen Abbildungen *a*, *b*, *c* Fig. 10 stimmen fast vollkommen mit der von mir gegebenen Schilderung und meiner Fig. 15 *B*, *C* überein. Danach scheint mir aber DE BRUYNE nicht mehr berechtigt, die Zähnchen an der Oberfläche der Faserquerschnitte als »Intercellularbrücken« zu bezeichnen, da sie ja zumeist nicht direkt mit den gleichartigen Bildungen benachbarter Fasern, sondern mit der bindegewebigen Scheidewand zusammenhängen. Wo diese zu fehlen scheint, wie in seiner offenbar etwas schematisirten Fig. 8, dürfte sie ihm in Folge mangelhafter Färbung entgangen sein.

Da de Bruyne keine einzige Abbildung giebt, in der die Muskelfasern am Querschnitte dicht an ihr Bindemittel anschließen, so vermuthe ich, dass er überhaupt nur leicht geschrumpfte Fasern vor sich gehabt hat, woraus sich dann seine Annahme der Barfurthschen Brücken, sowie die verschiedenen Grade in der Entwicklung derselben leicht erklären würden.

Gegen die zellige Natur des intramuskulären Netzes habe ich schon in meiner vorläufigen Mittheilung (38) geltend gemacht, dass dasselbe einmal die färberische Reaktion von Bindegewebe giebt, dann, wie de Bruyne selbst gefunden hat, direkt mit fibrillärem Bindegewebe zusammenhängt und endlich, dass es auf große Strecken hin kernlos ist, wie dies ebenfalls de Bruyne (8) selbst in seinen Figg. 2 und 3 darstellt.

Dass de Bruyne und nach ihm alle Autoren, welche das Vorkommen von Bindegewebe zwischen den Muskelfasern beschrieben haben, wie Garnier (15), Hoehl (20), aber auch Boheman (6) und Triepel (43), die membranöse Natur dieses intercellulären Bindegewebes nicht erkannt haben, ist leicht begreiflich, obwohl Querschnittsbilder, wie sie de Bruyne in seinen Figg. 3 und 10 giebt, in denen jeder Faserquerschnitt in einer geschlossenen Umhüllung liegt, durchaus nicht dem Vorhandensein eines aus drehrunden Fasern bestehenden Netzwerkes entsprechen. Würde es sich in der That um ein solches handeln, so müsste man doch häufig Querschnitte dieser Fasern wahrnehmen, was jedoch — mit Ausnahme der ebenfalls vorkommenden spärlichen elastischen Fäserchen — nicht der Fall ist und was ich auch nirgends dargestellt gefunden habe.

Andererseits ist es an sehr dünnen Paraffinschnitten (2—3 μ), wie sie von einigen Autoren zur Untersuchung der »Intercellularbrücken« geradezu als unumgänglich nothwendig verlangt werden, unmöglich optische Durchschnitte dünner Membranen (Falten) oder wirkliche Durchschnitte derselben von Fasern zu unterscheiden. Während an dickeren Durchschnitten (10—15 μ) von Muskelfasern mit reichlich entwickeltem Zwischengewebe (Gefäße des Nabelstranges, Darmmuskulatur der Reptilien) bei Anwendung scharfer Plasmafärbung die Erkennung des membranösen Charakters leicht ist, gehört bei den zarten Hüllen in der Darmmuskulatur der Säugethiere (Katze, Hund, Pferd) und des Frosches auch bei gut differenzirender Färbung große Aufmerksamkeit dazu, die Häutchen in der Fläche wahrzunehmen. Übrigens verweise ich auf die Fig. 1 von Hoehl (22), welche auf den unbefangenen Beobachter auch eher den Eindruck vom Vorhandensein einer querfaltigen, membranösen Hülle, als den eines Fasernetzes macht[1].

Eine Erklärung der Angaben von Boheman (6) habe ich bereits oben gegeben; hier ist nur noch zu bemerken, dass derselbe ohne Weiteres von Protoplasmabrücken spricht, ohne für die protoplasmatische Natur der von ihm dargestellten Verbindungen einen Beweis erbracht zu haben. Wichtig erscheint mir auch seine Angabe, dass er mittels der Golgi'schen Methode niemals eine vollständige Brücke imprägnirt erhalten konnte, wohl aber das interfibröse Netz im direkten Zusammenhange mit ebenfalls geschwärzten Bindegewebszügen fand. Garnier (15) und Hoehl (22) haben nur das interfibröse Bindemittel dargestellt, nicht jedoch die von Barfurth beschriebenen Muskelbrücken; eine Verwechselung dieser beiden Dinge ist wohl kaum möglich, wie die beiden Autoren vermuthen. Wo dieselbe vorgekommen ist, haben die betreffenden Beobachter eben die Brücken Barfurth's nicht gesehen.

Garnier hat nur Muskeln mit reichlichem Zwischengewebe (Ösophagusmuskulatur der Schildkröte; Zurückzieher des Augenstieles von Helix pomatia) untersucht und stimmen seine Beobachtungen vollkommen mit meinen Befunden an der Muskulatur der Nabelstranggefäße überein. Trotzdem kann sich sowohl Garnier als auch Hoehl von der Annahme »wirklicher Intercellularbrücken« nicht ganz frei machen; nur halten sie ihr Vorkommen für seltener, als bisher angenommen wurde.

Zum Schlusse sei aber auch auf eine Reihe von Angaben hingewiesen, nach welchen den glatten Muskelfasern eine membranöse Hülle, wie ich sie geschildert habe, zukommen soll.

Ich sehe hier von den wiederholt angeführten Angaben von Basch (3) und R. Heidenhain (19) ab, weil es sich bei genauerer Prüfung derselben offenbar nur um scheidenartige Umhüllungen dünner Bündel von Darmzottenmuskeln gehandelt hat.

Dagegen hat Kölliker, wie ich schon erwähnt habe, für eine gewisse Anzahl von Muskeln, und zwar für die des schwangeren

---

[1] Es scheint mir, dass die einseitige Anwendung einer bestimmten Technik in letzter Zeit wiederholt zur Annahme von Netzwerken geführt hat, wo es sich leicht nachweisbar um dünne Membranen handelt. Wenn auch behauptet wird, dass die Verdauungsmethode keine Kunstprodukte schafft, so kann man doch die mittels derselben erhaltenen Bilder nicht für wahrheitsgetreuer halten, als die, welche ohne eingreifende Vorbehandlung, frische oder einfach erhärtete Objekte bei der Untersuchung ergeben.

Uterus, des Ductus deferens und der Wirbellosen einen deutlichen Unterschied zwischen Inhalt und Hülle erkannt. Für die Muskeln einiger Wirbellosen hat auch schon R. HEIDENHAIN (17) diese Hülle deutlich beschrieben. Wie ich gezeigt habe, ist diese Hülle an Querschnitten des Ductus deferens besonders dort leicht als zarte, vom umgebenden Bindegewebe sich abhebende Linie zu erkennen, wo sich der kontraktile Faserinhalt von ihr retrahirt hat.

Nach diesen Befunden an isolirt im Bindegewebe liegenden Muskelfasern müssen wir annehmen, dass de norma der kontraktile Zellkörper durch das Sarkoplasma an seiner ganzen Oberfläche innig mit dieser Hülle zusammenhängt, ähnlich wie die quergestreifte Skeletmuskelfaser mit ihrem Sarkolemm.

An solchen isolirt verlaufenden Fasern hat auch KLEIN (24) im Mesenterium von Tritonen eine Scheide beschrieben, die er für wahrscheinlich elastischer Natur hält und die sich bei der Kontraktion in quere Runzeln legen soll (man vgl. auch die Fig. 47 in KLEIN-KOLLMANN's Grundzügen der Histologie. 2. Aufl. 1890). SCHÄFER-KRAUSE (36) bilden in Fig. 79 *b* eine bei der Isolation abgebrochene Zelle ab, an der sich »die zarte Umhüllungsmembran am abgebrochenen Ende ein wenig jenseits der Zellsubstanz fortsetzt«.

Die bestimmten Angaben über Scheiden der glatten Muskelfasern von DRASCH und WERNER habe ich bereits besprochen. GARNIER wendet sich gegen die Bezeichnung Sarkolemm, welche WERNER dieser Hülle gegeben hat, weil WERNER durch dieses Häutchen hindurch die Muskelfasern mittels Leisten verbunden sein lässt. Er selbst hat aber bei Helix neben einem groben Netzwerk um die Muskelfasern noch eine membranöse Hülle analog dem Sarkolemm beschrieben. Nach GARNIER soll sie nur am optischen oder reellen Durchschnitt sichtbar sein, den Eindruck einer zarten Schnürchen-Einfassung (liséré) machen, welche etwas dunkler erscheint als die kontraktile Substanz und dieselbe allseitig begrenzt. Die von GARNIER angewendete Doppelfärbung (Echtgrün-Safranin) erlaubte ihm nicht, die mikrochemische Differenz dieser Membran vom kontraktilen Zellleib und ihre Übereinstimmung mit dem »Bindegewebsnetz« zu erkennen, wesshalb er sie als die primäre Zellmembran deutet, welche nach ROULE (35) die Muskelelemente in den ersten Stadien ihrer Entwicklung umhüllen soll. Da jedoch die Annahme einer solchen Zellmembran für die glatten Muskelfasern, die sich aus gewöhnlichen Mesodermzellen entwickeln, eben so wenig wie für die quergestreiften gerechtfertigt erscheint, ist die von GARNIER beschriebene Membran offenbar identisch mit der von mir an den glatten Muskelfasern der Nabelstranggefäße etc. beschriebenen Grenzschicht des interfibralen Wabenwerkes, dies um so mehr, als auch Garnier den innigen Zusammenhang der Membran an der Oberfläche der Fasern mit dem »Netzwerk« zwischen denselben betont.

Endlich sei noch an die zutreffende Schilderung, welche Watney (44) vor langer Zeit vom Bindegewebe der Darmmuskulatur gegeben hat, erinnert; dieselbe stimmt mit meinen Befunden vollständig überein und kann um so mehr als Stütze derselben dienen, als sie auf Grund einer ganz anderen Technik gewonnen wurde. Watney findet, dass das Reticulum der Darmschleimhaut sich auch zwischen den Muskelfasern findet, so dass hier jede Muskelfaser in ein Netzwerk eingescheidet ist. Dieses Reticulum darf aber nicht als ein Netzwerk von Fäden allein betrachtet werden, sondern bildet bis zu einem gewissen Grade auch häutchenförmige Umhüllungen. Also haben die Muskelfasern membranöse Hüllen, welche im Zusammenhange stehen mit dem Reticulum und in der That einen Bestandtheil desselben bilden. Dies kann man am besten an Schrägschnitten durch die Muskelfasern sehen.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung müssen nach verschiedener Richtung eine gewisse Befriedigung hervorrufen. Einmal erschien es bisher doch schwer verständlich, dass hochdifferenzirte mesodermale Elemente, die auf Bewegung eingerichtet sind, dieselbe Einrichtung einer intimen Verbindung besitzen sollten, wie epitheliale Elemente, welche von der ersten Entwicklung an, ohne wesentlich ihre Form zu ändern, wohlgefügte Zellverbände bilden.

Allerdings kennen wir ja auch epitheliale Muskelzellen, sowohl ekto- als entoblastischen Ursprunges, und wenn Intercellularbrücken glatten Muskelfasern überhaupt zukommen, so mussten wir sie hier zuerst suchen und finden. Nun sind mir aber gerade z. B. die Muskelfasern der Schweißdrüsen von jeher durch ihre glatte, ich möchte sagen starre Form aufgefallen, und konnte ich zwischen denselben niemals eine Andeutung von »Intercellularbrücken« wahrnehmen. Die scheinbaren Zellbrücken zwischen den Muskelfasern der Giftdrüsen vom Salamander hat Drasch (11) befriedigend erklärt, und kann ich daher dem Befunde von M. Heidenhain (21) von angeblichen Intercellularbrücken zwischen glatten Muskelzellen und Epithelzellen des äußeren Keimblattes nicht eine Beweisfähigkeit für das Gegentheil zuerkennen. Es ist sehr leicht denkbar, dass Heidenhain die von Drasch nachgewiesene zarte Membran zwischen Muskelfaser und Epithelzelle übersehen hat und dass eine regelmäßige Fältelung dieser Membran am Durchschnitte die beschriebenen »Intercellularbrücken« vorgetäuscht hat.

Nach Drasch (11, p. 245) kann »das Vorhandensein vorgebildeter Muskelscheiden nicht bezweifelt werden. Ja es müssten solche nach seiner Meinung sogar postulirt werden, denn, dass sich eine Epithelzelle unvermittelt mit einer Muskelfaser verbinden soll, ist an sich unwahrscheinlich, wenn man nur das Eine bedenkt, dass bei jeder Kontraktion des Muskels die Zelle ja gelockert werden müsste. Dieses tritt aber nicht ein, wenn die Zelle an der Scheide befestigt ist, unter welcher der Muskel für seine Funktion einen gewissen Spielraum hat. Von dieser mechanischen Bedeutung der Scheide abgesehen, lässt sich durch ihr Vorhandensein auch die Ernährung der Muskeln besser verstehen«.

Wie Heidenhain den vermeintlichen Nachweis von Intercellularbrücken als Beweis für die ektoblastische Natur der Giftdrüsenmuskeln angeführt hat, möchte ich umgekehrt den Schluss ziehen, dass hier durch die Umwandlung zu kontraktilen Zellen ursprünglich vorhandene Intercellularbrücken zu Grunde gegangen sind und gehen mussten. Die angeführten Erwägungen von Drasch gelten aber auch für die Annahme von »Intercellularbrücken« zwischen kontraktilen Faserzellen überhaupt. Dieselbe erschien mir physiologisch und mechanisch stets unverständlich, da ja diese zarten Verbindungen bei jeder Kontraktion wenigstens zum Theil zerreißen müssten. Eine ganz andere Bedeutung haben jene Muskelbrücken, welche Heymans (... sur la terminaison des nerfs dans les muscles lisses de la sangsue etc., Bruxelles 1889, p. 29) in der Darmmuskulatur des Blutegels beschrieben hat, die aber ebenfalls von einigen Autoren als Beleg für das Vorhandensein von »Intercellularbrücken« herangezogen wurden. Hier handelt es sich jedoch um netzartig verbundene, verzweigte Muskelfasern, wie sie sich auch an anderen Orten finden.

Andererseits bleiben die theoretischen Erörterungen über die Bedeutung der Intercellularbrücken für die Ernährung der Muskelfasern unberührt, wenn man an die Stelle von Brücken und Lücken ein zartes, zwischen den Muskelfasern wie ein Dochtwerk angeordnetes Bindegewebe setzt.

Schon Barfurth (1) hat die Thatsache, dass er dort, wo die Muskulatur reich mit Bindegewebe durchsetzt ist, seine Brücken vergeblich gesucht hat, dahin zu erklären versucht, dass hier schon durch die Anwesenheit des Bindegewebes die Cirkulation der Lymphe gesichert sei; DE BRUYNE (8) hält die Deutung der »Intercellularlücken« als Lymphwege in dem Sinne KULTSCHITZKY's und BARFURTH's bei dem von ihm erbrachten Nachweise von Bindegewebe zwischen den Muskelfasern für überflüssig.

Das Vorhandensein dieses intercellulären Bindegewebes macht aber auch das Vorkommen von Kapillaren zwischen den Muskelfasern verständlich.

Endlich lässt die im Vorstehenden gegebene Erklärung für das Zustandekommen von Intercellularbrücken-Bildern auch die widersprechenden Angaben der Autoren über Vorhandensein und Fehlen der »Intercellularbrücken« bei verschiedenen Thieren und bei demselben Thiere in verschiedenen physiologischen Zuständen verständlich und hinfällig erscheinen.

Was die von BARFURTH zuerst ausgesprochene und von vielen Physiologen postulirte Bedeutung der »Zellbrücken« für die Reizleitung in der glatten Muskulatur anlangt, so muss man nunmehr entweder annehmen, dass jede Muskelfaser ein Nervenende besitzt, oder dass das zarte intercelluläre Bindegewebe kein Hindernis ist für die Fortpflanzung einer von einem Punkte ausgehenden Erregung, wofür wir ja in der paradoxen Zuckung ein Beispiel haben.

Wien, im Februar 1899.

Bemerkung bei der Korrektur: In einem Artikel von R. S. BERGH, der den allgemeinen Titel führt: Beiträge zur vergleichenden Histologie (Anat. Hefte, Bd. X, 1898, p. 105), bildet BERGH in Fig. 9, Taf. VII und VIII ein kleines Fragment eines Querschnittes der Aorta cephalica von Helix pomatia nach einem mittels der VAN GIESON-Methode gefärbten Schnitte ab. Man sieht gelb gefärbte Quer- und Längsschnitte von Muskelfasern und zwischen den ersteren ein zusammenhängendes Netz roth gefärbter Linien; zwischen und über den Faserlängsschnitten zeichnet BERGH zickzackförmig gebogene Linien. In der Erklärung (p. 114) sagt er: »Zwischen den Muskelfasern sieht man die reichliche, durch Säurefuchsin roth gefärbte Grundsubstanz des Bindegewebes. . . . Diese Grundsubstanz zeigt sich oft als wellenförmig gebogene Häutchen, die am Schnitte eine gewisse Ähnlichkeit mit Bindegewebsbündeln darbieten. Mit solchen sind sie jedoch absolut nicht zu vergleichen; wodurch aber das sehr eigenthümliche Bild zu Stande kommt, vermag ich vorläufig nicht zu sagen. Am Querschnitte der Längsmuskelbündel ist deutlich erkennbar, wie die einzelnen Muskelfasern durch Bindegewebsgrundsubstanz von einander getrennt sind.« Ähnliche Verhältnisse zeigen die Figg. 21 und 22 von Bergh. In Fig. 21 erscheinen die roth gefärbten Scheidewände an der Oberfläche einer längsgetroffenen Muskelfaser auch durch quere, ebenfalls roth gefärbte Balken nach Art von Brücken verbunden.

Die Deutung dieser Bilder dürfte nunmehr keinem Zweifel unterliegen.

Litteraturverzeichnis.

1. D. Barfurth, Über Zellbrücken glatter Muskelfasern. Arch. für mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891. p. 38.
2. —— Zelllücken und Zellbrücken im Uterusepithel. Anat. Hefte. Bd. IX. (Festschrift für Fr. Merkel.) 1897. p. 79.
3. v. Basch, Die ersten Chyluswege und die Fettresorption. Sitzungsber. der k. Akad. der Wiss. Bd. LVI. II. Abth. 1870.
4. Benda u. Guenther, Histologischer Handatlas. Leipzig u. Wien, F. Deuticke 1895. Taf. XI, Fig. 7.
5. Böhm u. v. Davidoff, Lehrbuch der Histologie des Menschen. 2. Aufl. Wiesbaden 1898. p. 90.
6. Boheman, Intercellularbrücken und Safträume der glatten Muskulatur. Vorl. Mitth. Anat. Anz. Bd. X. 1895. p. 305.
7. de Bruyne, De la présence du tissu réticulé dans la tunique musculaire de l'intestin. Compt. R. Acad. Sc. Paris. T. CXIII. 1891. p. 865.
8. —— Contribution à l'étude de l'union intime des fibres musculaires lisses. Arch. d. Biol. T. XII. 1892. p. 345.
9. Busachi, Über die Neubildung von glattem Muskelgewebe. Beitr. zur path. Anat. u. zur allgem. Path. Bd. IV. 1888. p. 111.
10. Disse, Grundriss der Gewebelehre. Stuttgart 1892. p. 45.
11. O. Drasch, Der Bau der Giftdrüsen des gefleckten Salamanders. Arch. für Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1894. p. 225.
12. Engelmann, Kontraktilität und Doppelbrechung. Pflüger's Arch. Bd. XI. — Über den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen, mit besonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schräg gestreiften Muskelfasern. Pflüger's Arch. Bd. XXV. 1881.
13. S. Exner, Über optische Eigenschaften lebender Muskelfasern. Arch. für die ges. Physiol. Bd. XL. 1887. p. 373.
14. W. Flemming, Zelle. Referat in: Ergebn. der Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. VI. 1896. Wiesbaden 1897. p. 260.
15. Ch. Garnier, Sur l'apparence de ponts intercellulaires produits entre les fibres musculaires lisses par la présence d'un reseau conjonctive. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1897. p. 405.

16. Gruenhagen, Über die Muskulatur und die Bruch'sche Membran der Iris. Anat. Anz. Bd. III. 1888.
17. R. Heidenhain, Zur Frage nach der Form der kontraktilen Faserzellen während ihrer Thätigkeit. Studien des physiol. Inst. zu Breslau. 1. Heft. 1861. p. 177.
18. —— Gerinnung des Inhaltes der kontraktilen Faserzellen nach dem Tode. Ebendort p. 199.
19. —— Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Arch. für die ges. Physiol. Suppl. 1888.
20. M. Heidenhain, Über Kern und Protoplasma. Festschrift für A. v. Kölliker. Leipzig 1892. p. 111.
21. —— Über das Vorkommen von Intercellularbrücken zwischen glatten Muskelzellen und Epithelzellen des äußeren Keimblattes und deren theoretische Bedeutung. Anat. Anz. Bd. VIII. 1893. p. 404.
22. Erw. Hoehl, Über das Verhältnis des Bindegewebes zur Muskulatur. Anat. Anz. Bd. XIV. 1898. p. 253.
23. C. Klecki, Experimentelle Untersuchungen über die Zellbrücken in der Darmmuskulatur der Raubthiere. Dorpat 1891.
24. E. Klein, Observations on the structure of cells and nuclei. I. Quart. journ. micr. sc. 1878. p. 315.
25. Kölliker, Beiträge zur Kenntnis der glatten Muskeln. Diese Zeitschr. Bd. I. 1849. p. 48.
26. —— Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1889. Bd. I. p. 136.
27. Kolossow, Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüsenepithelien und die erhaltenen Resultate. Arch. für mikr. Anat. Bd. LII. 1898. p. 4.
28. N. Kultschitzky (Kultschizny), Über die Art der Verbindung der glatten Muskelfasern mit einander. Biol. Centralbl. Bd. VII. 1887/88. p. 572.
29. —— Sitzungsber. der Dorpater Naturforscherges. 18. Jahrg. 1891. p. 417.
30. Lebert, Recherches sur la formation des muscles dans les animaux vertébrés et sur la structure de la fibre musculaire dans les diverses classes d'animaux. Annales d. sc. nat. T. XIII.
31. Meissner, Über das Verhalten der muskulösen Faserzellen im kontrahirten Zustande. Zeitschr. f. rat. Med. III. R. Bd. II. p. 316.
32. Nicolas, Note sur les ponts intercellulaires des fibres musculaires lisses. Bull. des séances de la Soc. sc. de Nancy. 1892. 4. Ann. p. 39.
33. A. Rollett, Muskel (histologisch) in: Eulenburg's Realencyklopädie. III. Aufl.
34. —— Untersuchungen über Kontraktion und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern. Wiener Denkschr. Bd. LVIII. 1891. p. 55.
35. Roule, Étude sur la structure et le développement du tissu musculaire. Thése. Paris 1891.
36. Schäfer-Krause, Histologie für Studirende. Leipzig 1889. p. 76.
37. J. Schaffer, Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbelthiere. Wiener Sitzungsberichte. Bd. CII. Januar 1893. p. 38 ff.
38. —— Über die Verbindung der glatten Muskelzellen unter einander. Vorl. Mitth. Anat. Anz. Bd. XV. 1898. p. 36.
39. Schiefferdecker u. Kossel, Gewebelehre. 1. Abth. Braunschweig 1891. p. 105 ff.

40. P. Schultz. Die glatte Muskulatur der Wirbelthiere. Mit Ausnahme der Fische. I. Ihr Bau. Arch. für Anat. u. Phys. Phys. Abth. 1895. p. 517.
41. Schwalbe. Beiträge zur Kenntnis der glatten Muskelfasern. Arch. für mikr. Anat. Bd. IV. 1868. p. 392.
42. Ph. Stöhr. Lehrbuch der Histologie etc. 8. Aufl. Jena 1898. p. 75.
43. H. Triepel. Zu den Zellbrücken in der glatten Muskulatur. Anat. Anz. Bd. XIII. 1897. p. 501.
44. Watney. The minute Anatomy of the Alimentary Canal. Philos. Transact. Vol. CLXVI. 1876.
45. G. Werner. Zur Histologie der glatten Muskulatur. Dorpat 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIV und XV.

Fig. 1. Isolirtes Faserbündel aus einem frischen Nabelstranggefäß des Menschen in ½%iger Kochsalzlösung untersucht. *if.* eine aus dem Verbande herausgerissene Muskelzelle. Vergr. 490.

Fig. 2. Ein isolirtes Bündel glatter Muskelfasern aus der Dickdarmtänie eines Affen Mac. cynomolgus; frisch in ½%iger Kochsalzlösung. Zwischen den Fasern im Bündel glänzende, wellige Linien; *if.* herausgerissene Faser mit glatten Rändern. Vergr. 490.

Fig. 3. Ende einer frisch in Bannwarth's Eosin isolirten glatten Muskelfaser aus einem Nabelstranggefäß vom Menschen. *f.* Körper der Faser mit deutlicher fibrillärer Streifung; *h.* Hülle des kontraktilen Inhaltes; *h'.* röhrenförmige Fortsetzung derselben über das Faserende hinaus. Vergr. 490.

Fig. 4. Frisch isolirte Muskelzelle; Cardia eines 8monatlichen Fohlen. 12 Stunden p. m. *n.* Kern; *k.* Verdichtungsknoten; *k'.* Verdichtungsscheibe, welche nicht den ganzen Querschnitt der Faser betrifft. Vergr. 490.

Fig. 5. Eine eben solche Faser vom erwachsenen Pferd. 6½ Stunden p. m. *f,* Fibrillen und interstitielle Körnchen. Die übrigen Bezeichnungen wie Fig. 4. Vergr. 316.

Fig. 6. Querschnitt durch die mittlere Partie der Ringmuskelschicht des Katzendarmes. Gesättigte, wässerige Sublimatlösung. van Gieson-Färbung. *a.* nicht verdichteter Faserquerschnitt mit deutlicher Fibrillenpunktirung; *a'.* verdichteter, homogener und stärker färbbarer Querschnitt; *s.* Zwischengewebe. Vergr. 700.

Fig. 7. Glatte Muskelfasern mit Kontraktionsknoten; aus einem Schnitt durch die Ampulle des Samenganges eines Hingerichteten. Zenker's Flüssigkeit, Hämalaun-Eosin. Vergr. 700.

Fig. 8. Isolirte Faser aus einem mit Drittelalkohol behandelten Nabelstranggefäß vom Menschen. Färbung mit Congoroth. *m.* stark gefärbter Kontraktionsbauch; *h,* Hülle. Vergr. 700.

Fig. 9. Eine eben solche Faser nach Behandlung mit 20%iger Salpetersäure isolirt. Vergr. 700.

Fig. 10 *a* und *b.* Zwei isolirte Muskelfasern aus der Darmwand von Rhesus nemestrinus nach Behandlung mit Kaiserling's Formalingemisch. Vergr. 700.

Fig. 11. Von einem isolirten Bündel aus der Darmmuscularis desselben Thieres; dieselbe Behandlung. Bei *h* hohe, bei *t* tiefe Einstellung. Vergr. 700.

Fig. 12. Durch Maceration in MÜLLER's Flüssigkeit isolirte Mukelfasern aus der Darmwand des Pferdes; bei *a* von der Fläche, bei *b* im Profil. Vergr. 270.

Fig. 13. Querschnittspartie von einem Nabelstranggefäß des Neugeborenen; Pikrinsublimat, Hämalaun-Eosin. Muskelfasern im Längsschnitt. *k*, Kerne des Zwischengewebes. Vergr. 270.

Fig. 14. Eine Stelle vom gleichen Objekt bei stärkerer Vergr. (490); VAN GIESON-Färbung. *qu*, Muskelfasern im Querschnitt; *l*, Leukocyt.

Fig. 15 *A*, *B*, *C*. Drei Fasergruppen aus ein und demselben Querschnitte durch die Längsmuskelschicht des Pferdedarmes. ZENKER, VAN GIESON. *B* und *C* verschiedene Schrumpfungsstadien von *A*. *s*, intercelluläres Fachwerk im Durchschnitte. In *C* bedeutet *b* eine verbreiterte Stelle desselben mit einem Kern, *f* eine nicht vollständig retrahirte Faser. Vergr. 1100.

Fig. 16. Eine Reihe von Querschnittsbildern glatter Muskelfasern aus dem Ductus deferens eines Hingerichteten. ZENKER's Flüssigkeit, Hämalaun-Eosin. *h*, fibrilläres Bindegewebe; *h'*, Hülle des kontraktilen Inhaltes; *mf*, eine glatt retrahirte Muskelfaser; *sp*, Sarkoplasmadurchgänge, aus denen sich die kontraktile Substanz gänzlich retrahirt hat. Vergr. 700.

Fig. 17. Aus einem Querschnitte durch die Muskelhaut des Katzendarmes. Sublimat-Eisessig, VAN GIESON. *b* stärkerer Bindegewebsbalken mit Kernen *k*. Muskelfasern größtentheils geschrumpft, das Netzwerk *n* zwischen denselben ist gequollen und zeigt mehrere leere Lücken. Vergr. 700.

Fig. 18—21. Verschiedene Querschnittspartien aus der Ringfaserschicht des Katzendarmes. Fixirung in gesättigter wässeriger Sublimatlösung, Färbung mittels Pikrorubin allein (18—20) oder nach Vorfärbung mittels Hämalaun. *a*, *a'*, geschrumpfte Muskelfasern; *B*, Bindegewebsbalken der Submucosa mit Kernen; *b*, intercelluläres Bindegewebe; *c*, Kapillare; *l*, *l'*, Lücken im Zwischengewebe; *d*, Maschen des Zwischengewebes, aus denen sich die Muskelzellen nahezu ganz retrahirt haben. Vergr. 700.

Fig. 22. Aus einem Längsschnitt durch die glatten Muskelfasern des Froschmagens. Fixirt in Kochsalz-Sublimat, Färbung nach FREEBORN (Pikronigrosin); Paraffin. *h*, die häutchenartige Umhüllung der Muskelfasern von der Fläche gesehen, bei *h'* im Profil zwischen zwei Fasern; *h''*, intercellularbrückenähnliche Faltenbildungen dieses Häutchens; *f*, *f'*, durch den Schnitt frei gelegte Muskelfaserpartien; *k*, Kern der Muskelfaser. Zwischen *m* und *m'* durch Retraktion der Fasern künstlich entstandener Spaltraum. Vergr. 490.

Über zwei Zoantheen.

Von

Professor Dr. **A. R. v. Heider,**
Privatdocent für Zoologie in Graz.

Mit Tafel XVI und XVII.

Der Beschreibung von Zoantheus chierchiae[1] lasse ich, nach leider unbeabsichtigt langer Pause, diejenige zweier weiterer Formen aus der Zoantheensammlung des italienischen Schiffes Vettor Pisani folgen. Die Speciesbestimmung desselben hat mir bei dem Mangel jeglichen Vergleichsmaterials in unseren Museen unterschiedliche Schwierigkeiten bereitet, und auch dies Mal muss ich die Aufstellung einer neuen Art und Identifizirung der zweiten Form mit einer von Duerden im Vorjahre beschriebenen als provisorisch bezeichnen.

1. Palythoa brasiliensis n. sp.

Taf. XVI, Fig. 1—21.

Fig. 1 giebt die Form in natürlicher Größe. Der Stock bildet eine halbkugelige Masse von ockergelber Farbe, indem die dicht an einander gedrängten Polypen einen spitzen Stein umwachsen und vollständig einhüllen. Dem in Fig. 1 abgebildeten Stocke dient eine aus Muschelkalk bestehende Felsspitze als Unterlage; die Dicke der das Felsstück in Gestalt einer halbkugelig gekrümmten Platte überziehenden Kolonie beträgt durchschnittlich 20 mm. Es ist dies zugleich die Höhe der einzelnen Polypen, deren Leibeshöhlen bis an die Basis reichen und hier von einer schwammigen Masse abgeschlossen werden, die in Verbindung mit den Basen der anstoßenden Polypen als gemeinsame Cönenchymausbreitung von 2—3 mm Dicke die Unebenheiten der steinigen Grundlage ausfüllt (Fig. 4 und 5).

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LIX. 1895. p. 1.

Die Polypen sind fast der ganzen Länge nach mit einander verbunden, nur ihr oberster Theil, in der Länge von ungefähr 3—4 mm, ist frei und bildet das Köpfchen (Capitulum). Die Oberfläche des Stockes zeigt diese, der Mehrzahl nach völlig geschlossenen, nach Maßgabe ihrer Aneinanderdrängung mehr rundlichen oder polygonal abgeplatteten Köpfchen, deren Querdurchmesser im Mittel bei den ausgewachsenen Polypen 7 mm beträgt. Zwischen diesen finden sich hin und wieder die Köpfchen von jüngeren Individuen mit Durchmessern bis zu 3 mm, deren Leibeshöhlen ebenfalls bis zum basalen Cönenchym reichen und, so weit meine Beobachtungen gehen, nie aus Röhren älterer Polypen entspringen. Die Vermehrung der Polypen geschieht wohl nie durch Sprossung, sondern größtentheils durch Cönenchymknospung und gelegentlich durch Längstheilung, wofür eine Stelle am Rande der Kolonie spricht (Fig. 3), an welcher unzweifelhaft zwei verschiedene Stadien von Längstheilung vorhanden sind; die Sondirung der beiden Mundöffnungen des Polypen rechts (Fig. 3) ergab zwei gesonderte Schlundrohre, die in eine gemeinsame Körperhöhle münden.

Im Centrum der Kuppe der vollständig geschlossenen Köpfchen liegt als kleine, rundliche oder spaltförmige Öffnung der Zugang zur vom kontrahirten freien Mauerblattrande überdeckten Mundscheibe. Diese Öffnungen sind von je nach dem Kontraktionszustande mehr oder weniger deutlichen Höckern umgeben, die dem Centrum der Kuppe ein sternförmiges Aussehen verleihen. Durchschnittlich finden sich auf jedem Köpfchen 17—18 solcher Höcker. Die geöffnet erhaltenen Köpfchen gestatten einen Einblick auf die Mundscheibe. Dieselbe ist nach außen begrenzt von den erwähnten, aus der übrigen mehr glatten Ektodermüberkleidung in regelmäßigen Abständen sich erhebenden, radiären Wülsten von rauher, derber Konsistenz. Innerhalb dieses Höckerkranzes liegen zwei alternirende Kreise von Tentakeln, die durch ihre glatte Oberfläche, wie die Mundscheibe selbst, von den sie umschließenden Höckern schon bei Lupenbetrachtung auffallend kontrastiren (Fig. 2). Ich zählte am ausgewachsenen Polypen meist 32 oder 34 Tentakel, welche fast immer zu kleinen, kaum 0,5 mm im Durchmesser messenden Knöpfchen kontrahirt sind; wie einige weniger zusammengezogene Mundscheiben zeigen, sind die Tentakel einfach, konisch, und dürften auch im ausgestreckten Zustande kaum mehr wie 1—2 mm lang sein. Der äußere Kreis mit 16—17 Tentakeln entspricht der Lage nach den Zwischenräumen zwischen den Höckern, der innere Kreis kommt vor die letzteren zu liegen. Von den Basen der Tentakel ziehen, nur schwach angedeutet, hellere und dunklere Radiärstreifen gegen die Mitte der Mundscheibe, wo sich die Mundöffnung in Gestalt einer schmalen, langen Spalte befindet. An den ausgestreckten Polypen ist die Mundscheibe in Folge der Konservirung meist zu einer dünnhäutigen Blase ausgebaucht, deren Ektodermüberzug mehr oder minder macerirt erscheint, so dass über die eigentliche Beschaffenheit der Mundscheibe keine genauen Angaben möglich sind.

Schon bei Lupenbetrachtung erkennt man die die Mesogloea der Körperwand erfüllenden Sandpartikeln, die sog. Inkrustation, welche dem Stocke beim Berühren eine eigenthümlich rauhe Beschaffenheit verleiht und besonders dicht in den Höckern des oberen Mauerblattrandes enthalten ist. Die Inkrustation macht sich bei Versuchen, die Polypen in Schnitte zu zerlegen, sehr unangenehm bemerkbar und bildet bis nun fast ein unbesiegbares Hindernis für eingehende histologische Untersuchung vieler Zoantheen. Auch bei der vorliegenden Form gelangen mir, so weit es sich um feinere Details handelte, mikroskopisch brauchbare Schnitte nur theilweise, und deren Erlangung war nur vom Zufalle abhängig; eine Entkalkung mit den üblichen Säuren hat wenig Erfolg, weil die kieseligen Bestandtheile des Sandes von derselben nicht angegriffen werden. Ich verfertigte mit immer frisch geschliffenen Messern eine große Zahl von Schnittserien aus mehreren in Paraffin eingeschmolzenen Polypen und orientirte mich während des Durchsuchens derselben nach halbwegs brauchbaren Stellen behufs Studiums der Histologie über den allgemeinen Bau der Zoanthee.

Von einem eigentlichen Mauerblatte, bestehend aus den drei typischen Schichten Ektoderm, Mesogloea und Entoderm kann nur im Bereiche der freien Köpfchen gesprochen werden; das Ektoderm überzieht nur die Oberfläche des Stockes, in dessen Tiefe werden die Polypen ausschließlich von Mesogloea begrenzt. Diese ist dort, wo mehrere Polypen zusammenstoßen, zu größeren Massen angehäuft, verjüngt sich dagegen an den Berührungsstellen zweier Polypen zu einer ganz dünnen Lamelle, welche bei Querschnitten durch mehrere zusammenhängende Polypen leicht einreißt. Die Querschnitte der einzelnen Polypen sind im Allgemeinen rundlich oder unregelmäßig polygonal (Fig. 6), von einem gemeinsamen Cönenchym, in welches die Polypen versenkt wären, kann hier füglich nicht gesprochen werden, da es an den Berührungsstellen der Polypen vollständig fehlt und nur in den drei- oder viereckigen Räumen zwischen drei oder vier Individuen eine mesogloeale Ausfüllmasse vorkommt, die dem Begriffe des Cönenchyms bei anderen Anthozoen nicht entspricht.

Im Übrigen weicht die Anatomie der Polypen von dem genügend bekannten Baue der Zoantheen in keinem wesentlichen Punkte ab. Die Mesenterien befolgen den Mikrotypus und sind bei den erwachsenen Polypen, so weit dieselben zur Untersuchung gelangten, in der Zahl von 32—34 vorhanden und in der bekannten Weise paarig angeordnet. So viel es der unregelmäßige Kontraktionszustand der halb oder ganz geöffneten Köpfchen zu konstatiren erlaubte, glaube ich gefunden zu haben, dass der äußere Tentakelkranz den Binnenfächern (Endocoelen), der innere den Zwischenfächern (Exocoelen) der Mesenterien entspreche.

Der schwach ausgebildete Sphinkter ist, wie Schnitte durch den oberen Mauerblattrand zeigen, einfach und mesodermal (*Sph* Fig. 8, 9, 10), und die angegebenen Merkmale genügen, um in der beschriebenen Zoanthee eine Palythoa zu erkennen, welche nach HADDON und SHACKLETON[1] durch die Merkmale: Mikrotypus der Mesenterien, Inkrustation der Körperwand, einfacher mesogloealer Sphinkter, Polypen in Cönenchym versenkt — gekennzeichnet wird.

Schwierig ist die Artbestimmung. HADDON und SHACKLETON[2] haben sich in neuester Zeit der Mühe unterzogen, die Verwirrung, welche bezüglich der Systematik der Zoantheen herrscht, zu beseitigen und besonders in die artenreiche Gattung Palythoa einige Ordnung zu bringen, getrachtet. Bei Durchsicht der von diesen beiden Autoren als derzeit feststehend genannten Arten und Vergleichung derselben mit unserer Species können nur P. ocellata Ell. und Sol. und P. howesii H. und S. in Betracht kommen, mit welchen beiden Formen erstere am meisten übereinstimmt, in so fern das Hauptgewicht auf die Dimensionen der Polypen und das Maß der Erhebung der kontrahirten Polypen über die Oberfläche des Stockes gelegt wird. Abgesehen davon, dass Merkmale, wie die angegebenen, als sehr variabel keinen großen Werth beanspruchen können, hegte ich indess auch sonst noch Zweifel, ob ich es mit einer dieser beiden Species zu thun habe, indem für P. ocellata 56 Tentakel mit 26 Septenpaaren angegeben sind, und die für P. howesii angeführte reihenweise Anordnung der Polypen an unserer Form auch nicht einmal angedeutet ist. Desshalb war ich gezwungen, die Zahl der vorhandenen Palythoa-Species um eine weitere zu vermehren und nannte sie *Palythoa brasiliensis*, da sie vom Riffe von Pernambuco stammt und thatsächlich der brasilischen Küste eigenthümlich zu sein scheint.

---

[1] HADDON and SHACKLETON. A revision on the british Actiniae. II. The Zoantheae. Trans. R. Dublin Soc. (2) Vol. IV. 1891. p. 609.

[2] HADDON and SHACKLETON. Reports on the zoological collections made in Torres straits. Ibid. p. 673.

Die mikroskopische Untersuchung des Thieres musste leider ziemlich unvollständig bleiben. Zum Theile verhinderte die Maceration des ektodermalen Belages der äußeren Oberfläche der Köpfchen, sowie die nicht günstige Erhaltung der entodermalen Auskleidung der Körperhöhle — mit Ausnahme weniger Schnitte — einen befriedigenden Einblick in den feineren Bau dieser Körperschichten, zum großen Theile bot aber die Inkrustation jener mesodermalen Abschnitte des Polypen, welche beim solitären Thiere das Mauerblatt bilden würden, ein großes Hindernis für die Erreichung guter Schnitte.

Das Mesodermgewebe, Mesogloea, erfährt durch die Alkoholkonservirung eine sehr bedeutende Schrumpfung; gewiss werden in anderer Weise getödtete und aufbewahrte Anthozoen bessere und richtigere mikroskopische Präparate geben. Immerhin konnte ich auch bei dem mir zur Verfügung gestandenen Materiale an einzelnen, nur zufällig gelungenen Schnitten feinere Details studiren.

Die Besichtigung der der Länge nach eröffneten Polypen zeigt, dass dieselben ungemein dicht an einander stehen und ihre Körperhöhlen nur durch eine, oft äußerst dünne Membran von einander getrennt werden (Fig. 4, 5). Diese Membran, aus Mesogloea bestehend und selbstverständlich an beiden Seiten mit Entodermzellen bekleidet, stellt die gemeinsame Körperwand der an einander grenzenden Polypen dar; sie ist hier meist nur wenige Zehntel Millimeter stark und geht direkt in die Cönenchymmasse über, welche die durch das Zusammenstoßen von drei oder vier Polypen entstehenden drei- oder viereckigen Lücken erfüllt (Fig. 6, 7). Dieses Cönenchym, welches ich Mauercönenchym nennen möchte, steht nach unten mit dem basalen Cönenchym der Kolonie in Verbindung und setzt sich nach oben in die Mesogloea der Köpfchen fort, sie zeigt überall denselben Bau, und ist ein von Hohlräumen mehr oder minder stark durchsetztes Mesodermgewebe, welches die Fähigkeit aquirirt hat, Sandpartikelchen in großer Menge aufzunehmen, also das zu bilden, was man Inkrustation nennt (Fig. 7). Man findet diese Fremdkörper verschiedenster Größe entweder in die sonst homogene Mesogloealmasse eingebettet oder in den Kanälen des Cönenchyms liegen; eigentlich wird wohl nur die Mesogloea selbst die Fremdkörper aufnehmen und diese dürften, falls sie im Lumen der Kanäle gefunden werden, künstlich durch das Schnittmesser dahin gebracht worden sein. Immerhin ist es auch denkbar, dass die Kanäle im lebenden Thiere den Weg darstellen, auf welchem die Sandpartikel von der Peripherie in das Innere der Kolonie befördert werden, indem jene erst, wenn sie an ihrem Bestimmungsorte innen angelangt sind, in die Mesogloea gepresst werden.

Normal sind die Mesogloealkanäle von zelligen Elementen ausgekleidet oder erfüllt, die bei den untersuchten Polypen nicht genauer erkannt werden konnten, da der Inhalt der Kanäle und Lücken offenbar durch die Art der Konservirung in einen undefinirbaren Detritus umgewandelt ist. Ich konnte desshalb auch nicht die Angaben anderer Zoantheen-Untersucher kontrolliren, welche dahin lauten, dass dieser Zellbelag eine Fortsetzung des Entoderms der Körperhöhle darstelle; die Schnitte, aus welchen ich auf eine thatsächliche Kommunikation des Kanalsystems der Mesogloea mit der Leibeshöhle durch von derselben nach innen sich erstreckende Lakunen und Buchten hätte schließen können, waren zu unvollkommen und unverlässlich.

Während das Cönenchym, also die Mesogloea im Bereiche der verwachsenen Mauerblätter der Polypen gleichmäßig mit Inkrustation erfüllt zu sein scheint, scheint letztere im Bereiche der über die allgemeine Oberfläche vorragenden freien Köpfchen nur einer, etwa ein Drittel der ganzen Breite messenden äußeren Zone der Mesogloea zuzukommen; am oberen Mauerblattrande hatte ich bei den meisten Schnitten den Eindruck, als wenn die Inkrustation ausschließlich den tieferen Schichten des Ektoderms zukäme (Fig. 9, 10), resp. nur der äußeren Oberfläche der Mesogloea aufläge. Hier verstärken auch besondere Anhäufungen von Fremdkörpern in und unter dem Ektoderm jene, eigentlich nur durch Verdickungen der Mesogloea hervorgebrachten Höcker, welche die Mundscheibe umsäumen.

Die Höhlungen und Kanäle, von welchen das Cönenchym durchzogen wird, lassen — bis auf den meist deutlichen sog. basalen Längskanal an der Basis der Septen — keine besondere Anordnung erkennen, und verlaufen in den in Alkohol konservirten Exemplaren in allen Richtungen; eigentlich sind es rundliche Hohlräume von sehr verschiedener Größe, die mit einander kommuniciren und dem Cönenchym im Durchschnitte ein schwammiges Gepräge verleihen. Das ganze Lückensystem des die Polypen umgebenden Mauercönenchyms steht wohl hauptsächlich mit den Hohlräumen des Basalcönenchyms in Verbindung, welche wieder direkt mit den Leibeshöhlen der Polypen kommuniciren; eine Kommunikation der Leibeshöhlen mit den Lücken des Körpercönenchyms konnte ich nicht sicher konstatiren, die Leibeshöhlen sind durch eine dichtere Schicht von Mesogloea, welche sich auch durch stärkere Tinktion bei Hämatoxylinfärbung kennzeichnet, gegen das Körpercönenchym abgeschlossen, und ich vermochte nie präformirte in das Körpercönenchym führende Lücken in dieser, als eigentliches Mauerblatt figurirenden, dichteren Gewebsschicht zu erkennen.

Im oberen Polypentheile ist die innere Fläche der Körperwand mit einer Schicht schwach ausgebildeter, entodermaler Ringmuskelfasern ausgekleidet. Diese versenkt sich im Bereiche des Köpfchens allmählich und kräftiger werdend in die Mesogloea und erzeugt den Sphinkter (Fig. 13 *Sph*), indem die Muskelfasern die Innenfläche von hier in einfacher Reihe gegen den Mauerblattrand ziehenden rundlichen Höhlen von etwa 0,03 mm Durchmesser überkleiden (Fig. 9, 10 *Sph*). Dadurch wird der Sphinkter mesodermal, er liegt in von Inkrustation freier Mesogloea und ist in der Region der Höcker am äußeren Mauerblattrande am meisten ausgebildet; im Vergleich mit anderen Zoantheen bleibt er bei Palythoa brasiliensis schwach und unscheinbar.

An vielen Schnitten fällt in der Mesogloea der Reichthum an Fasern und zelligen Gebilden auf; beide sind schon des öftern beschrieben worden, indess glaube ich sie dennoch wieder erwähnen zu sollen, da ich Gelegenheit hatte, manche Details in jener Gegend des Polypenkörpers, wo die Mesogloea von Inkrustationen frei und nicht durch ein Höhlen- oder Kanalsystem zerklüftet ist, d. i. am oberen Mauerblattrande, sehr genau zu beobachten. Diese mesogloealen Zellen und Fasern sind nicht immer gleich deutlich, und es wird wahrscheinlich von gewissen physikalischen Zuständen der Mesogloea im Momente der Tödtung und Konservirung abhängen, ob diese Gebilde später durch die histologische Behandlung mehr oder weniger gut ersichtlich zu machen sind. Nur so kann man sich erklären, dass dieselben Körperstellen verschiedener Polypen bei gleicher Behandlung so verschieden deutliche mikroskopische Bilder liefern.

Die Fasern finden sich nur in jenen Mesogloea-Abschnitten, welche zugleich Muskelfasern ausgebildet haben, d. i. ganz besonders in der Gegend des Sphinkters, dann aber auch in den unter dem eigentlichen Sphinkter gelegenen Partien des Mauerblattes, wo jener in die entodermale Ringmuskulatur übergeht (Fig. 13, 15 *F*). Sie durchziehen die Mesogloea als verschieden starke, 0,6 bis 0,8 μ messende, schwach wellige und im Allgemeinen parallele Linien; zuweilen kann man sie vom oberen, ektodermalen Rande der Mesogloea bis zu deren unterem entodermalen Rande verfolgen, in der Mehrzahl sind sie allerdings im feinen mikroskopischen Schnitte nur streckenweise getroffen. Einen besonderen Reichthum an Fasern zeigt der in Fig. 13 dargestellte Längsschnitt durch die Mesogloea der Sphinktergegend. Da das Ektoderm in den Schnitten gewöhnlich von seiner Unterlage abgehoben ist, konnte ein Zusammenhang der Zellen dieser äußeren Körperschicht mit den Fasern direkt nicht konstatirt werden, wohl aber machen die mikroskopischen Schnitte den Eindruck, dass die Fasern mit den Ektodermzellen oder gewissen Elementen des Ektodermlagers in Verbindung stehen. An der inneren, entodermalen Fläche enden die Fasern zum größten Theile in der Gegend der Muskulatur, andere Fasern konnte ich zwischen den Sphinkterhöhlungen durch bis zum Entoderm verfolgen, gelegentlich beginnt oder endet eine Faser an einer der hier ebenfalls sehr zahlreichen Zellen; Letzteres dürfte jedoch nur scheinbar der Fall sein, indem das Schnittende einer daneben vorübergelaufenen Faser zufällig mit einer Zelle zusammentrifft. Die Fasern sind mit Hämatoxylin oder Alaunkarmin gut zu tingiren und sind entweder fadenförmig dünn und scharf kontourirt oder breiter und dann blass gefärbt. Ich möchte die Fasern für Leitungsbahnen zwischen Ektoderm einer- und Muskulatur andererseits ansehen; danach müssen sie zum nervösen System gerechnet werden.

Neben den Fasern enthält die Mesogloea Zellen von verschiedenem Aussehen. Sie sind von der Mesogloea vollständig eingeschlossen, welcher sie entweder dicht anliegen, oder es wird an einer oder der anderen Stelle ein hellerer freier Raum zwischen Mesogloea und Zellkontour freigelassen (Fig. 15). Die Mehrzahl der Zellen hat feinkörnigen, sich stark färbenden protoplasmatischen Leib, einen deutlichen runden Kern mit Kernkörperchen und sehr verschiedene Gestalt, neben ovalen oder rundlichen Zellen (Fig. 15) finden sich häufig solche, welche feine Fortsätze in die Mesogloea aussenden (Fig. 20) und dann unregelmäßig sternförmig sind. Auch vielkernige Protoplasmaklümpchen von größeren Dimensionen (Fig. 16 und 17) finden sich gelegentlich und diese zeigen die mannigfachsten Ausbuchtungen und Abspaltungen, wie sie nur die einzelnen Stadien der Zellvermehrung liefern können. Fig. 13 links unten, ferner

Fig. 16 und 17 zeigen ganze Nester von in protoplasmatischer Substanz eingelagerten Kernen, Fig. 19 giebt eine Zelle, welche mit einem, von dünner Plasmaschicht umgebenen großen Kerne nur mehr durch einen dünnen Strang verbunden ist.

Ein anderes Aussehen im Mikroskop bieten nur sporadisch zu findende Zellen von einförmiger, länglicher Gestalt (Fig. 18); sie sind sehr klein, ihre Länge misst zwischen 10 und 20 μ, sie besitzen einen grobkörnigen, mit Eosin sich tief roth färbenden Leib und kleinen, meist excentrisch gelegenen Kern. Diese Zellen erinnern stark an die Wanderzellen im Körper der höheren Thiere, und ich glaube auch sie als solche ansprechen zu müssen. Mir scheint der Schluss naheliegend, dass alle zelligen Einschlüsse der Mesogloea, wie sie von verschiedenen Untersuchern der Zoantheen und für die Anthozoen überhaupt beschrieben wurden, eine einzige Kategorie von Gewebselementen in verschiedenen Entwicklungs- und Lebensstadien darstellen. Es sind Bindegewebszellen, welche vielleicht vom Ektoderm oder der in den tieferen Schichten desselben liegenden, so häufig zu findenden Körnerschicht abstammen und die Aufgabe haben, die vegetativen Vorgänge in der der präformirten Nährkanäle entbehrenden Mesogloea aufrecht zu halten.

Die Anhäufung von Mesogloea am oberen Rande der Körperwand, welche äußerlich durch die Höcker gekennzeichnet ist, scheint mit ihren Differenzirungen, wie dem Sphinkter, den zahlreichen Fasern und den zwischen ihnen aufgespeicherten Zellen, eine besonders wichtige Region des Zoantheenkörpers zu bilden, und es wäre sehr wünschenswerth, an geeignet konservirtem Material hier auch nach etwa besonders ausgebildeten nervösen Elementen zu fahnden.

Über die Ektodermlage vermag ich nur wenig Angaben zu machen. Am unverletzten lebenden Stocke wird wohl dessen ganze freie Oberfläche von einer Schicht von Ektodermzellen gleichmäßig überzogen sein; an dem von mir untersuchten Stocke war von dieser Zellenschicht nur in einigen Schnitten und gerade so viel erhalten, um daraus zu ersehen, dass sie vom bekannten Baue des Ektoderms der Zoantheen nicht abweicht (Fig. 11). Charakteristisch ist der Gehalt des Ektoderms an Zooxanthellen, welche sich hier oft in mehrfachen Lagen vorfinden. Am oberen Mauerblattrande, und ganz besonders in der Gegend der Höcker, findet sich zwischen Ekto- und Mesoderm die Inkrustation in Gestalt mehr oder minder zahlreicher Sandkörnchen verschiedenster Größe; in geringer Menge liegen zwischen diesen auch Stücke von Spongiennadeln und Diatomeen-Skelette. Diese Fremdkörper drängen sich zwischen das Ekto- und Mesoderm und machen die Verbindung beider Gewebsschichten zu einer ungemein losen, so dass das Ektoderm in mikroskopischen Schnitten nur selten erhalten bleibt; es ist zum Theil schon während der Manipulation des Färbens, Härtens und Einbettens von der mesogloealen Unterlage abgehoben und hinweggeschwemmt worden, zum Theil geschieht dies noch beim Aufkleben der fertigen Schnitte. Dort, wo das Ektoderm zufällig doch noch erhalten blieb, findet sich im Bereiche des Mauerblattes immer eine mehr oder minder große Lücke zwischen ihm und Mesogloea, eine Lücke, die durch mechanische Abhebung der zusammenhängenden Ektodermschicht entstanden ist, wie deren meist dem oberen Mesogloearande parallel verlaufender unterer Rand beweist (Fig. 8—11 *Ec*). Die Fremdkörper der Inkrustation finden sich an Schnitten des oberen Mauerblattrandes gewöhnlich in veráltnismäßig geringer Zahl, da sie bis zum Einlegen des fertigen Schnittes größtentheils hinweggeschwemmt wurden; nur ab und zu erscheint noch eine größere Zahl Sandkörnchen, durch einander gewürfelt im Raume unter dem Ektoderm und auch deren Lage wird wohl fast immer künstlich durch das Messer hervorgebracht sein. Nur die mannigfaltigen Eindrücke und Lücken im zerrissenen oberen Rande der Mesogloea lassen erkennen, dass sich hier im intakten Thiere die Fremdkörper befanden; sie kommen ausschließlich der Mesogloea zu, deren, zwischen die Fremdkörper eingeklemmte Fortsätze nach oben die einzige schwache Verbindung der mittleren Körperschicht mit dem Ektoderm bildeten.

Bisher sind von den einzelnen Untersuchern der Zoantheen nicht einmal Vermuthungen darüber ausgesprochen worden, wie man sich die Aufnahme der Inkrustation durch das Thier in seine Mesogloea vorstellen könnte. Offenbar wird diese Aufnahme zum größten Theile während des Wachsthums des jugendlichen Polypen stattfinden, indess ist nicht ausgeschlossen, dass sie auch beim erwachsenen Thiere nach Bedarf und Umständen möglich sei. Den Ort der Aufnahme von Inkrustationen möchte ich in die Gegend des Mauerblatt-Ektoderms verlegen, welches vielleicht die Fähigkeit besitzt, zwischen seinen Zellen temporäre Lücken zu erzeugen, durch welche mechanisch aufgeschwemmte feste Körperchen nach innen an die Mesogloea gelangen. In dieser Beziehung scheint mir einen Fingerzeig der Umstand zu liefern, dass gerade bei den Zoantheen, welche sich durch die Inkrustation auszeichnen, das Ektoderm der Tentakel und der Mundscheibe jene, bei anderen Anthozoen nur im Entoderm vorkommenden kommensalen Algen, die Zooxanthellen in großer Menge enthält; auch diese werden meiner Ansicht nach von außen aufgenommen, und es muss dem Ektoderm der inkrustirenden Zoantheen die Fähigkeit zugesprochen werden, Fremdkörper, welche in irgend einer Beziehung für den ganzen Organismus von Nutzen sind, gleichsam zu verschlingen. Solche Fremdkörper sind für die Region der Tentakel und der Mundscheibe die erwähnten Algen, für die Region des Mauerblattes die starren Körperchen der Inkrustation. Die Fortschaffung der letzteren von der Oberfläche der Mesogloea in das Innere derselben und in das Cönenchym ist wohl bei der plastischen Beschaffenheit der homogenen Grundsubstanz der Mesogloea nicht schwer zu erklären, indem die Kontraktionen des Polypen eine Vertheilung der Sandpartikel in seinem Innern bewirken werden.

Das Ektoderm der Tentakel und der Mundscheibe zeigt den bekannten Bau; es ist ausgezeichnet durch die schon erwähnten Zooxanthellen und kleine schlanke Nesselkapseln (Fig. 11). Die ektodermale Längsmuskelschicht ist ziemlich gut ausgebildet, Tentakel, Mundscheibe und Schlundrohr besitzen nie Inkrustationskörperchen.

Die entodermale Auskleidung der Polypen war am untersuchten Stocke größtentheils macerirt. Die wenigen Stellen an Schnitten, wo Entoderm erhalten geblieben war, zeigten nichts besonders Erwähnenswerthes; auch das Entoderm ist mit Zooxanthellen mehr oder weniger dicht besetzt.

Von den meisten neueren Untersuchern wird die Auskleidung der Mesogloea-Kanäle als entodermal angenommen; die untersuchte Palythoa gab in dieser Frage keinen Aufschluss, weil die Kanäle meist leer waren oder der Detritus, mit welchem sie sich gelegentlich erfüllt zeigten, keinen Schluss auf seine Provenienz gestattete. Wie schon erwähnt, habe ich bei der untersuchten Form eine direkte Kommunikation des genannten Kanalsystems mit der Körperhöhle des Polypen im Bereiche des Mauerblattes nicht finden können; ob sich aber das Entoderm der Basis der Körperhöhle in die Cönenchymkanäle und von diesen in die Lücken des Körpercönenchyms fortsetzt, konnte ich in meinen Präparaten nicht entscheiden. Die Anwesenheit von Zooxanthellen im Inhalte der Kanäle spricht allerdings für die entodermale Natur derselben, die Algen können übrigens auch mechanisch in die Kanäle gespült worden sein.

In den Septen, welche meist schlecht erhalten waren, konnten keine Geschlechtsorgane gefunden werden. Der Entodermbelag ist meist verschwunden, indess konnte ich an manchen Flächenpräparaten von vorsichtig der Körperhöhle der Polypen entnommenen und tingirten Mesenterien eine große Zahl von unregelmäßigen protoplasmatischen Zellen beobachten, welche, anscheinend der septalen Stützlamelle anliegend, ihrer Gestalt und Lage nach als Wanderzellen aufzufassen sein dürften (Fig. 14). Gelegentlich sind die, anscheinend spärlich vorhandenen, Längsmuskelfasern durch theilweise Maceration von der Stützlamelle abgelöst und zeigen dann häufig einen protoplasmatischen Anhang mit deutlichem Kern (Fig. 21). Meines Erachtens können solche Gebilde nur als entodermale Neuro-Muskelzellen angesprochen werden.

2. Gemmaria variabilis Duerd.

Taf. XVII, Fig. 22—29.

Es ist eine auf steiniger Unterlage kolonial lebende Zoanthee von der Korallenbank von Singapore; ihre Polypen sind von beträchtlicher Größe, nur mit ihren Fußblättern unter einander vereinigt (Fig. 22). Cönenchym ist demnach im Bereiche der Mauerblätter gar nicht entwickelt, und die aus der Verwachsung der dicht neben einander gedrängten Polypenbasen entstandene gemeinsame Platte ergiebt nur ein Basalcönenchym. Die Polypen erreichen an der in Alkohol konservirten Kolonie eine Länge bis zu 20 mm, nur wenige bieten eine anscheinend vollkommen ausgestreckte Mundscheibe, welche in diesem Falle bei den größten Polypen einen Durchmesser von etwa 12 mm besitzt. Die Mehrzahl hat den Tentakelrand mehr oder weniger gegen den Mund eingeschlagen und cylindrische oder ausgesprochen konische Gestalt. Die Oberfläche der Polypen fühlt sich wegen der in der Körperwand enthaltenen Sandkörner rauh an und ist auch von starrer Konsistenz, im Übrigen zeigt sie keine Quer- oder Längsrunzeln.

Die Mundscheibe ist weichhäutig und gegen den oberen Mauerblattrand durch den Tentakelkranz abgeschlossen. Die Tentakel sind verhältnismäßig klein, sie scheinen auch beim lebenden Polypen nur kurze, kegelförmige Ausstülpungen des Mundscheibenrandes zu bilden (Fig. 23, 24) und sind, wie die Betrachtung ausgestreckt erhaltener Individuen ergiebt, in zwei Kreisen angeordnet. Ich habe auf den Mundscheiben der größten Polypen bis 60, d. i. zwei Kreise zu je 30 Tentakeln gezählt; sie sind im Umkreise einer Mundscheibe je nach dem Kontraktionszustande entweder überall zu niederen, mit freiem Auge oft kaum sichtbaren, halbkugeligen Erhebungen zusammengezogen oder theilweise noch in ihrer konischen Form erhalten, wie sie etwa beim ausgestreckten lebenden Thiere erscheinen dürften. Wenn ein Größenunterschied an den Tentakeln der beiden Kreise überhaupt vorhanden ist, so dürften die Fangarme des äußeren Kreises an Länge überwiegen (Fig. 24).

In der Mitte der flach ausgebreiteten Mundscheibe ist die Mundspalte auf einer kegelförmigen Erhebung zu sehen; von ihr ziehen radiäre Streifen zum Rande, welche wohl als eine Kontraktionswirkung zu betrachten sind, aber auch Überreste dunkleren Pigmentes sein können. Die Körperwand hat ein rauhes, gekörntes Ansehen; über sie ragt bei den Polypen mit ausgestreckt erhaltener Mundscheibe der Rand der letzteren weit hinaus, wodurch ein den oberen Polypenrand krönender Wulst erzeugt wird, der, wie die Untersuchung lehrt, hauptsächlich von massenhafter Einlagerung von Sand unter das Ektoderm und in die Mesogloea hervorgebracht wird und bei Lupenbetrachtung eine eigenthümlich grobkörnige, von unregelmäßigen Furchen zerklüftete Oberfläche zeigt (Fig. 23). Betrachtet man eine solche Mundscheibe von oben, so sieht man, dass die weichhäutige, der Fremdkörper bare Mundplatte mit den ebenfalls weichen Tentakeln gegen den Randwulst der Körperwand scharf abgesetzt ist und dadurch ein völlig verschiedenes Ansehen bietet (Fig. 24). Dieser Randwulst erscheint, über der Mundscheibe eingeschlagen, von Falten bedeckt, welche indess nur im Allgemeinen eine radiäre Richtung nach außen verfolgen und häufig unregelmäßige, verschieden große Felder einschließen, die an den einzelnen Polypen derselben Kolonie in sehr variabler Zahl, 15 bis 30 und mehr, vorhanden sind und kaum in gleicher Weise zur Speciesbestimmung verwendet werden können, wie die viel regelmäßiger gestalteten Höcker (ridges) bei Palythoa.

Die Anwesenheit der Sandkörner in den äußeren Schichten der Körperwand giebt, wie bei Palythoa, für die Herstellung von mikroskopischen Schnitten ein fast unüberwindliches Hindernis. Ich habe verschiedene Methoden der Erzeugung von Schnittserien versucht, das Ergebnis bestand jedoch fast ausnahmslos aus undurchsichtigen Präparaten, welche nur einen sehr unvollkommenen Einblick in die Anatomie des Thieres gestatteten und — aus schartigen Messern. Ich muss mich also darauf beschränken, einige wenige anatomische Angaben zu machen, so weit dies eine oder die andere, zufällig brauchbar dünn gewordene Stelle einzelner Quer- oder Längsschnitte gestattete. Die Einschmelzung des mit Hämatoxylin stark gefärbten Polypen in weißes Siegelwachs und Verfertigung von Schliffen, in welchen die Polypentheile dunkelblau auf weißlichem Grunde erscheinen, ist eine ziemlich rohe Präparation und konnte nur für die Orientirung über die Zahl und Lage der Mesenterien, die Gestalt des Schlundrohres etc. behilflich sein (Fig. 25).

Wenn auch von den zahlreichen Schnitten und Schliffen, welche ich behufs genaueren Studiums der Anatomie des Thieres angefertigt habe, nur die wenigsten eine die Aufbewahrung lohnende Beschaffenheit hatten, erhielt ich doch aus deren Gesammtheit den Eindruck, dass der Aufbau des Polypen im Wesentlichen mit dem schon bekannten Bau der Zoantheen übereinstimmt.

Die vorliegende Form ist nach dem Mikrotypus gebaut, die typische dorsale Region zeigte bei den von mir untersuchten Polypen nie Unregelmäßigkeiten, wie solche in der ventralen Region ab und zu zu finden waren. Der Querschnitt des Schlundrohres (Fig. 25) bietet jene eigenthümliche Figur, welche McMURRICH[1] für seine Gemmaria isolata abbildet, und welche dadurch charakterisirt ist, dass in der Gegend der ventralen Schlundrinne die, im übrigen Theile gefaltete, Ektodermauskleidung glatt verläuft und der Grund der Schlundrinne von einem, quer zwischen die Ursprünge der beiden ventralen Richtungssepten ausgespannten Stücke der Schlundrohrwand gebildet wird. Für die Gattung Gemmaria scheint dieser ausgesprochen birnförmige Schlundrohrquerschnitt charakteristisch zu sein, da McMURRICH[2] ein ähnliches Bild für das Schlundrohr von Gemmaria rusei Duch. u. Mich. giebt; indess ist diese Bildung nicht immer so deutlich ausgesprochen, andererseits kommen Übergänge hierzu auch bei anderen Zoantheen vor.

Längsschnitte durch den oberen Mauerblattrand zeigen einen einfachen, mesodermalen Sphinkter (Fig. 26 *Sph*); derselbe ist bei den einzelnen Individuen verschieden stark ausgebildet, besteht jedoch immer aus neben einander liegenden Mesogloea-Lücken, deren innere Oberfläche von sehr feinen Ringmuskelfasern ausgekleidet wird. Diese Lücken sind in der obersten Mauerblattgegend dicht gedrängt neben einander, dagegen nach unten zu durch immer größer werdende Mesogloeapartien getrennt. Da in dieser unteren Gegend des Sphinkters die Muskelfasern in den Lücken immer seltener werden, dagegen die der Mesogloea eigenthümlichen Lakunen und Entodermkanäle häufig auftreten, ist eine scharfe untere Grenze des Sphinkters schwer zu fixiren und sind die dem letzteren angehörigen Lücken von den übrigen Lakunen an Längsschnitten nur dadurch zu unterscheiden, dass die Sphinkterlücken, abgesehen vom charakteristischen Gehalte an Muskelfasern, im Allgemeinen eine mit der Körperoberfläche parallele Reihe bilden und sich dadurch als eine besondere, ungefähr das obere Viertel des Mauerblattes einnehmende, nach unten allmählich verschwindende Bildung erweisen. Im Vergleich zu anderen Zoantheen ist der Sphinkter hier schwach ausgebildet.

---

[1] Actiniaria of the Bahama Islands. Journ. Morph. III. 1889. Taf. IV, Fig. 20.

[2] Actinology of the Bermudas. Proc. acad. nat. sc. Philadelphia 1889. Zoantheae.

In der beschriebenen Zoanthee liegt unzweifelhaft eine Gemmaria Duch. u. Mich. vor, welche nach HADDON und SHACKLETON[1] durch Merkmale, wie die inkrustirte Leibeswand, der einfache mesodermale Ringmuskel und freie, nur durch stolonenartiges Cönenchym verbundene Polypen scharf charakterisirt ist. Dagegen bereitete die Bestimmung der Species größere Schwierigkeiten.

MCMURRICH[2] beschreibt eine sp. n. Gemmaria isolata von Rose Island; deren Polypen wurden nur einzeln gewonnen und es blieb zweifelhaft, ob dieselben nicht doch durch ein dünnes, basales Cönenchym unter einander verbunden waren, welche Möglichkeit Verf. nicht in Abrede stellt, in welchem Falle die Speciesbezeichnung allerdings nicht glücklich gewählt wäre. Die Form stimmt mit der von mir beschriebenen bezüglich der Größenverhältnisse nicht überein, auch liegen die Fundorte so weit von einander, dass eine Artidentität kaum angenommen werden kann.

Die von GRAY[3] unter dem Namen Triga beschriebene, offenbar eine Gemmaria darstellende G. philippinensis[4] stammt aus derselben Meeresregion, wie unsere Form, indess erhellt aus der, übrigens sehr kurzen Beschreibung ganz positiv, dass sie solitär lebt und ihre Polypen erreichen eine bedeutendere Länge, wie bei unserer Form.

---

[1] A revision of the british Actiniae. II. The Zoantheae. Trans. R. Dublin soc. (2) IV. 1891. p. 628.

[2] Actiniaria of the Bahama Islands. l. c.

[3] Proc. zool. soc. London. 1867. p. 239.

[4] MCMURRICH (Actinology of the Bermudas, l. c. p. 113) ist geneigt, sie für identisch mit G. rusei D. u. M. zu halten.

G. canariensis H. u. S. von den Canaren sowie G. macmurrichi H. u. S. und G. mutuki H. u. S. von der Torresstraße haben bedeutend kleinere Polypen, bei ersterer ist auch die Gestalt der Polypen anders, wie bei unserer Gemmaria, dagegen sind sie durch eine basale Cönenchym-Ausbreitung unter einander verbunden. Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, dass Haddon und Shackleton als specifische Merkmale (neben anderen, wie Größe, Gestalt, Färbung der Polypen) die Kontinuität oder Diskontinuität des Ektoderms benutzen. Sollte sich das Vorkommen dieser letzteren bewahrheiten, so müsste sie allerdings als ein sehr passendes Art-Unterscheidungsmerkmal betrachtet werden.

G. clavata D. u. M. ist unserer Form sehr ähnlich, ich konnte auch bei letzterer Seitenknospen aus dem unteren Theile des Mauerblattes beobachten. Im Übrigen sind G. clavata und G. swiftii D. u. M. westindische Formen und nach Haddon und Shackleton[1] überhaupt zweifelhafte Arten.

G. fusca Duerd. ist von unserer Art durch den geringeren Gehalt an Inkrustation, den Bau des Sphinkters, sowie die Zahl der Mesenterien unterschieden.

G. variabilis Duerd.[2] stimmt so sehr mit unserer Form, dass ich diese vorläufig damit identificiren möchte. Thatsächlich spricht dagegen nur die große räumliche Entfernung beider Fundorte: Westindien für G. variabilis und Ostindien für unsere Art; leider verfüge ich nicht über eine Beschreibung der lebenden Polypen, welche für eine gewissenhafte Vergleichung mit der von Duerden beschriebenen Form so nöthig wäre. So weit ein Alkoholpräparat mit einer nach dem lebenden Thiere gegebenen Aufzählung der Merkmale verglichen werden kann, müsste unsere Form unzweifelhaft für G. variabilis erklärt werden und, da ich es nicht für zweckmäßig halte, immer wieder neue Species zu gründen, habe ich sie als solche aufgenommen, mit dem Vorbehalte, dass weitere Untersuchungen die Bedenken über die Entfernung der beiderseitigen Fundorte zerstreuen, oder dass eine Beschreibung der lebenden Kolonie von G. variabilis aus Ostasien denn doch Unterschiede gegen jene aus Westindien zu Tage brächte, welche zur Aufstellung einer neuen Species zwingen würden. —

Auch für Gemmaria ist, wie schon erwähnt, die Eigenthümlichkeit der Aufnahme fremder Körper, größtentheils kleiner und kleinster Sandkörnchen, in das Mauerblatt für die Untersuchung äußerst störend. Diese Sandpartikel sind in mehr oder minder dichter Lage in die äußere Region der Mesogloea eingedrückt, und sie werden bei der Anfertigung von Schnitten durch die Messerschneide gewöhnlich aus ihrer ursprünglichen Lage gebracht. Die mikroskopischen Präparate aus solchen Schnitten können desshalb nie die richtige Vorstellung der feineren, natürlichen Lageverhältnisse zwischen den Fremdkörpern und den thierischen Geweben geben. Aus den wenigen Quer- und Längsschnitten, welche eine Verwerthung für die histologische Untersuchung erlaubten, glaube ich schließen zu können, dass die einzelnen Sandkörner von Mesogloeasubstanz vollständig eingehüllt werden; diese lässt sich oft in die Lücken zwischen die Körner in Gestalt sehr dünner Fortsätze verfolgen (Fig. 27), und da die letzteren beim Schneiden gewöhnlich einreißen, erscheint die äußere Oberfläche der Mesogloea immer vielfach zerklüftet und unregelmäßig ausgefranst. Eine Fortsetzung der Mesogloea über die äußere Fläche der Fremdkörperlage konnte ich direkt nicht konstatiren, weil wohl immer der größere Theil der Fremdkörper und hiervon zunächst die äußeren Partien durch die Messerschneide völlig abgeschabt werden, also diejenigen Elemente, aus welchen diese Theile der Inkrustation bestehen, in mikroskopischen Schnitten gar nicht zur Ansicht gelangen. Es scheint mir indess die Annahme, dass die Sandkörnchen vollständig von der Mesogloea aufgenommen werden, desshalb unabweislich, weil die Verbindung zwischen Mesogloea und Ektoderm sonst ganz unterbrochen wäre; eine Ektodermlage findet man jedoch über die ganze Oberfläche der Polypen ausgebreitet, wenn diese vorsichtig untersucht wird, sie erhält sich auch noch gelegentlich an Schnitten und dürfte nur dort verloren gehen, wo die Polypenoberfläche bei der Konservirung mechanisch abgerieben wird. Man muss sich demnach vorstellen, dass die Mesogloea allein die Fremdkörper aufnimmt, und am intakten lebenden Polypen über der Inkrustation nach außen noch eine mehr oder minder dünne Lage Mesogloea zu liegen kommt, welcher das Ektoderm aufsitzt.

---

[1] Torres-straits Zoanthee. Transact. R. Dublin soc. (2) IV. 1891. p. 687.

[2] Jamaican Actiniaria. Transact. R. Dublin soc. (2) VI. 1898. p. 350.

Die Fremdkörper findet man nur im Mauerblatte angehäuft, Mundscheibe und Tentakel erscheinen völlig frei davon; sie sind in überwiegender Menge am oberen Rande des Mauerblattes zusammengedrängt und bilden dort jenen, schon erwähnten, derben Wulst, der den Tentakelkranz nach außen umgrenzt und bei der Kontraktion des Sphinkter sich so vollständig über die Mundscheibe legt, dass nur eine centrale Öffnung über dem Munde frei bleibt.

Die vom Mesoderm aufgenommenen Fremdkörper bilden ein Gemisch von kleinen und kleinsten Sandkörnchen und Fragmenten von Spongien-Skeletttheilen; sehr deutlich war an wenigen gelungenen Längsschnitten durch die obere Körperwand eine Art Auslese in der Vertheilung dieser Inkrustation zu bemerken, indem Stücke von Spongiennadeln und Sterne fast ausschließlich die oberen Partien der Mauerblattwülste erfüllten, wogegen das ganze übrige Mauerblatt Sandkörner enthält (Fig. 28). Desshalb führt auch eine Behandlung der Polypen mit Säuren zum Zwecke der Entkalkung nicht zum Ziele, da hierdurch nur der obere Mauerblattrand größtentheils von Inkrustation befreit wird, die aus Kieselsäure und Feldspat bestehenden Sandkörner des übrigen Mauerblattes aber von Säuren nicht angegriffen werden. In Fig. 26 gebe ich den Längsschnitt eines mit verdünnter Salzsäure behandelten Mauerblattrandes, an welchem die Entfernung fast der gesammten Inkrustation gelungen war, an welchem aber, mit Ausnahme des deutlich hervortretenden Sphinkters, die histologischen Details durch die Säureeinwirkung ziemlich verwischt sind.

Das Ektoderm ist schlecht erhalten; überall ist es durchsetzt von Zooxanthellen. Am oberen Mauerblattrande bestand es an einem Schnitte (Fig. 29) aus hohen schlanken Zellen, wie bei den Aktinien. Auch hier konnte ich die Abtheilung der Zellen in Kästchen durch mesogloeale Fortsätze und eine vom Ektoderm völlig abgesonderte Cuticula nicht finden; mir scheint demnach diese Bildung bei Zoantheen noch immer zweifelhaft, ohne dass ich aber für meine Meinung einen anderen Beweis bieten könnte, wie, dass ich ein »diskontinuirliches Ektoderm« in meinen Präparaten selbst noch nicht beobachten konnte. McMurrich[1] und Duerden[2] beschreiben solche eingesenkte Ektodermpackete neuerdings bei Isaurus, früher schon haben Haddon und Shackleton[3] solche für Gemmaria macmurrichi angegeben, wenn demnach solche Beobachtungen bei Zoantheen immer zahlreicher werden, erfordern sie um so größeres Interesse, als ihre morphologische Bedeutung vorläufig noch ganz unklar wäre. Jedenfalls würde die

---

[1] Notes on some Actinians from the Bahama Islands. Ann. N. Y. Acad. sc. IX. 1896. p. 192.

[2] Jamaican Actiniaria. l. c. p. 347.

[3] Torres-straits Zoantheae. l. c. p. 688.

Bildung des diskontinuirlichen Ektoderms analog sein mit der in neuester Zeit bei Würmern gefundenen Einsenkung von Epithel in den Hautmuskelschlauch — mit dem Unterschiede, dass hier die Epithelzellen noch mit der Cuticula in Verbindung bleiben, bei den Zoantheen aber diese Verbindung zwischen eingesenktem Ektoderm und Cuticula, welche man nur für ein Ektodermprodukt halten kann, durch die zwischengeschobene sog. Subcuticula vollständig unterbrochen ist. Zur Lösung dieser, wie so mancher anderen Frage, wird erst die Entwicklungsgeschichte von Zoantheenformen, welche uns bis nun ganz fehlt, beitragen können.

Graz, im Februar 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen:

dR, dorsales (sulculares) Richtungspaar;
Ec, Ektoderm;
En, Entoderm;
F, Fasern der Mesogloea;
H, Höcker;
I, Inkrustation;
M, Mesogloea;
Me, Mesenterium;
mf, Muskelfasern;
Mp, Mundplatte;
Mu, Muskel;
O, Mundöffnung;
Sph, Sphinkter;
T, Tentakel;
Z, Zooxanthellae.

Tafel XVI.

Fig. 1. Palythoa brasiliensis. Kolonie in natürlicher Größe. Alkoholexemplar.

Fig. 2. Ein halb ausgestreckter Polyp von oben. 6 : 1.

Fig. 3. Vier Köpfchen in der Aufsicht. Theilungsbilder. 4 : 1.

Fig. 4. Einige Polypen der Länge nach geöffnet, mit dem basalen Cönenchym die Unebenheiten der Unterlage ausfüllend. Nat. Größe.

Fig. 5. Längsschnitt durch einige Polypen. Schema.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Polypen in der Höhe des unteren Schlundrohrrandes. 5 : 1.

Fig. 7. Ein Stück Mesogloea aus vorigem Querschnitte. 122 : 1.

Fig. 8. Tangentialschnitt durch die Region der extratentakularen Höcker. 65 : 1.

Fig. 9. Radialschnitt durch einen extratentakularen Höcker, etwa in der Richtung *yz* der Fig. 8. 65 : 1.

Fig. 10. Dasselbe in der Richtung *vx* der Fig. 8. 65 : 1.

Fig. 11. Radialschnitt durch die Mundscheibe. 550 : 1.

Fig. 12. Mesogloea mit Zellen aus einem Längsschnitte der Körperwand. 700 : 1.

Fig. 13. Stelle *a* aus Fig. 9. 440 : 1.

Fig. 14. Stück eines Mesenteriums von der Fläche. 700 : 1.

Tafel XVII.

Fig. 15. Höcker *a* aus Fig. 8. 550 : 1.

Fig. 16—18. Zellige Einschlüsse der Mesogloea. 700 : 1.

Fig. 19 u. 20. Mesogloea-Zellen. 700 : 1.

Fig. 21. Isolirte Muskelzellen eines Mesenteriums. 1062 : 1.

Fig. 22. Gemmaria variabilis. Alkoholexemplar. Nat. Größe.

Fig. 23. Die orale Hälfte eines ausgestreckten Polypen. 4 : 1.

Fig. 24. Derselbe Polyp von oben. 5 : 1

Fig. 25. Querschliff eines in Siegelwachs eingeschmolzenen Polypen in der Höhe des Schlundrohres. 6 : 1.

Fig. 26. Längsschnitt durch die Sphinktergegend. 222 : 1.

Fig. 27. Längsschnitt durch die obere Partie der Körperwand. 184 : 1.

Fig. 28. Längsschnitt durch eine Hälfte der Mundscheibe mit eingeschlagenem Mauerblattrand. Schlundrohr tangential getroffen. 102 : 1.

Fig. 29. Ektoderm des oberen Randes der Körperwand. 584 : 1.

Beiträge zur Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren.

Von

Dr. Enoch Zander,
Assistent am zoologischen Institute in Erlangen.

Mit Tafel XVIII und XIX.

(Aus dem zoologischen Institute in Erlangen.)

Trotz der zahlreichen Untersuchungen, welche den Stachelapparat der Hymenopteren behandeln, ist die Frage noch nicht geklärt worden, ob derselbe ein ganz eigenartiger Anhang des Hymenopterenkörpers sei, oder ob er morphologische Beziehungen zum Hautskelett aufweise. Eine Lösung dieser Frage habe ich hier versucht.

Bevor ich jedoch an die Darstellung meiner Ansichten herantrete, will ich in aller Kürze an die wesentlichen Bestandtheile des Stachelapparates erinnern und die Verhältnisse bei der Honigbiene der Schilderung zu Grunde legen (Fig. 6).

Man kann am Bienenstachel einen starren und einen beweglichen Abschnitt unterscheiden. Der starre Abschnitt erscheint in Gestalt von zwei symmetrischen oblongen Platten, zwischen welchen median eine schalenförmig gekrümmte, mit feinen Chitinhaaren besetzte, dünnere Membran, der Stachelrinnenwulst, eingeschaltet ist. Die Platten tragen am oralen Rande je einen stielförmigen Fortsatz; mit demselben sind zwei, transversal gerichtete, bogenförmige Chitinleisten, die Schienenbögen untrennbar verschmolzen. Letztere konvergiren gegen die Medianebene und setzen sich an die Basis der langen kegelförmigen Stachelrinne an. Die Stachelrinne selbst lässt einen oralen, kolbig erweiterten Abschnitt, den Rinnenkolben, und eine schmälere Rinne im engeren Sinne unterscheiden. Der orale Rand des Stachelrinnenkolbens ist mit dem oralen Rande des Stachelrinnenwulstes fest verwachsen, und der letztere durch ein gabeliges Chitinstück, Furcula, median versteift. Am analen Ende der oblongen Platten springen zwei abgeplättete Chitinfortsätze, die Stachelscheiden, vor; dieselben sind parallel der Stachelrinne gerichtet.

Der bewegliche Abschnitt besteht aus den beiden Stechborsten und den quadratischen Platten. Die Stechborsten bedecken die ventralen Ränder der ganzen Stachelrinne und ziehen vom Stachelrinnenkolben auf den beiden Schienenbögen in entsprechender Krümmung lateral als Stechborstenbögen, um in ein λ-artig verdicktes Chitinstück, den Winkel, überzugehen. Derselbe steht rechtwinkelig zum Stechborstenbogen, der ihn mit einem kurzen Fortsatz, Bogenfortsatz, überragt. Die analen Fortsätze des Winkels artikuliren mit der oblongen und quadratischen Platte. Die dorsale Fläche jeder Stechborste wird von einer Nutrinne durchfurcht, in welche je eine vorspringende, ganz schmale Chitinleiste der Stachelrinne und der Schienenbögen eingreift, so dass die Stechborsten, mit der Stachelrinne in Nut und Feder verbunden, sicher längs der Stachelrinne vorgeschoben werden können. Die quadratischen Platten liegen lateral und etwas dorsal von den oblongen Platten und überdecken deren dorsal gerichtete Ränder.

I. Historische Darstellung der bisherigen Deutungsversuche.

Meine Absicht geht dahin, die Frage zu klären, welche morphologische Bedeutung dem Stachelapparate zukommt. Ist er, wie manche Organe des Thierkörpers, eine ganz besonders isolirt dastehende Bildung, welche keine morphologische Beziehungen zu anderen Organen besitzt, oder sind die einzelnen Theile des Stachelapparates nur stark modificirte Stücke des chitinösen Hautskelettes?

Zu Beginn dieses Jahrhunderts war dieses Problem noch nicht recht klar gestellt. Desshalb blieben auch die Antworten ungenügend.

Der erste, wenn auch verfehlte, Versuch einer morphologischen Deutung der Stacheltheile tritt uns in BURMEISTER's Handbuch der Entomologie (3) entgegen. Ihm war aufgefallen, dass bei den Insekten die Zahl der Körpersegmente während der Larvenzeit nicht mit der Segmentzahl des Imago übereinstimmt. Das Verschwinden eines Segmentes suchte er durch die Annahme zu erklären, dass in vielen Fällen das letzte Hinterleibssegment kleiner und endlich vom vorletzten ganz verdeckt werde. Indem es auf diese Weise scheinbar verschwände, entstehe an der hinteren Spitze des Abdomens eine Höhle, worin der After und unter diesem die Scheidenöffnung liegen. Den Gang der Scheidenöffnung versteifen meist hornige Gebilde, welche die Vagina ausgedehnt erhalten. Bei den mit Legestacheln oder Legeröhren versehenen Kerfen wachsen nach BURMEISTER's Meinung (3, Bd. I, p. 208) diese Horngräten über die Scheide hinaus und bilden die Klappen und Stacheln dieser Legeapparate.

BURMEISTER's theoretische Deutungen stützen sich nicht auf besonders eingehende Untersuchungen, sondern scheinen mehr das Resultat allgemeiner Erwägungen gewesen zu sein. Sie konnten desshalb einer genaueren Analyse der Thatsachen nicht Stand halten.

LACAZE-DUTHIERS (7) vertrat auf Grund eingehender Studien über die Geschlechtsapparate der Orthopteren, Hemipteren, Hymenopteren etc. die Anschauung, dass der Legestachel aus umgebildeten Theilen der letzten Hinterleibsringe bestehe. Er ging dabei von den Angaben AUDOUIN's aus, der für die Thorakalsegmente der Insekten die Zusammensetzung aus folgenden Stücken beobachtet hatte. Jedes Thorakalsegment (Zoonite) besteht aus sechs Chitinplatten: Dorsal liegt das unpaare Tergum, ventral das Sternum; die Seitentheile werden aus zwei Paaren von Platten gebildet, an das Sternum stößt jederseits das Episternum, an das Tergum das Epimère an. Jedes Zoonite des Thorax trägt zwei oder vier Anhänge. LACAZE-DUTHIERS behauptete nun, dass bei Hymenopteren die ersten sechs vollkommenen Abdominalsegmente (Urites aus je einer Rücken- und Bauchschuppe, Tergite und Sternite, bestehen. Vom siebenten Segmente ist nur die Rückenschuppe vorhanden, die sattelförmig dem Stachelapparate aufliegt. Das achte Segment aber tritt in den Dienst der Generation und ist gleich den Thorakalsegmenten in sechs Stücke zerfallen. Die Theile dieses Segmentes werden im Anschluss an die von AUDOUIN gewählte Nomenklatur als ein dorsales Tergite, ein ventrales Sternite und je ein laterales Epitergite (Epimère) und Episternite bezeichnet. Die einzelnen Theile des Stachelapparates entsprechen nun folgendermaßen diesen Segmentstücken. Die Stachelrinne ist das Sternite, die oblonge Platte das Episternite, der Winkel das Epitergite (Epimère) des achten Segmentes. Die quadratischen Platten bilden das Tergite. Jedes Epitergite trägt als Anhang (Rhabdite) eine Stechborste, jedes Episternite eine Stachelscheide.

Die exakte Grundlage der Ansichten LACAZE-DUTHIERS' bildeten anatomische Beobachtungen der fertigen Apparate. Als aber gegen Ende der 60er Jahre entwicklungsgeschichtliche Studien auch an Insekten häufiger angestellt wurden, erkannte man, dass äußere Anhänge sich an der Stachelbildung betheiligen. Mit der zunehmenden Zahl ontogenetischer Arbeiten stellte sich mehr und mehr heraus, dass der Stachelapparat sich zum Theil aus Stücken des Hautskelettes, zum Theil aus Anhängen entwickelt.

Entwicklungsgeschichtliche Studien an Pteromalinen (Platygaster, Polynema, Ophioneurus) lehrten zuerst GANIN (11) die Thatsache, dass die äußeren Geschlechtsanhänge dieser Hymenopteren in beiden Geschlechtern aus drei Paar Epidermisverdickungen an der Bauchseite der drei vorletzten Segmente hervorgehen; doch erwähnt GANIN diese Beobachtungen nur beiläufig, ohne ihre theoretische Bedeutung zu erörtern.

OULJANIN (13) sandte der dritten Versammlung russischer Naturforscher im Jahre 1872 einen kurzen Bericht über die Entwicklung des Stachels der Arbeitsbiene und der Wespe ein, in welchem er angiebt, dass die Stacheltheile in vier Epidermisfalten an der Bauchseite der beiden letzten Segmente entstehen. Die Stachelrinne und die Stachelscheiden werden am dreizehnten, die Stechborsten am zwölften Segmente angelegt. So weit sich aus dem kurzen Referate ersehen lässt, glaubt OULJANIN, dass auch die übrigen Stacheltheile aus den Segmentanhängen hervorwachsen. »Diese Art der Entwicklung beweist die Unhaltbarkeit der Ansicht, nach welcher die Theile des Hymenopterenstachels als veränderte Theile der Bauchsegmente angenommen wurden.«

KRAEPELIN (14) verdanken wir eine sehr eingehende, ausgezeichnete Beschreibung des Bienenstachels. Da seine Untersuchungen mehr auf die anatomischen und funktionellen Eigenschaften des Geschlechtsapparates hinzielten, hat er die Frage nach der morphologischen Deutung nur nebenbei gestreift. Er ist gleichfalls ein entschiedener Gegner der Ansicht, dass der Stachelapparat lediglich durch Metamorphose der letzten Hinterleibssegmente entstanden sei und sucht derselben durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen den Boden zu rauben[1].

Während die älteren Autoren (LACAZE-DUTHIERS u. A.) den Stachelapparat lediglich aus den letzten metamorphosirten Abdominalsegmenten herleiteten, und OULJANIN eben so einseitig die Genese desselben aus ventralen Segmentanhängen behauptete, liegt der Fortschritt der Untersuchungen KRAEPELIN's in der zum ersten Male klar ausgesprochenen Erkenntnis: »Der Stachelapparat in seiner Gesammtheit setzt sich sowohl aus Segmentanhängen als auch aus metamorphosirten Segmenten selbst zusammen« (14, p. 424 Anmerkung).

Nur die geraden Abschnitte der Stechborsten, die Stachelrinne und Stachelscheiden gehen aus ventralen Anhängen hervor. An der Bauchseite der zwei vorletzten Segmente entstehen zwei Paare von wulstförmigen Imaginalscheiben des Stachels. Aus den Anhängen des elften Segmentes entwickeln sich die Stechborsten. Die zwei Wärzchen des zwölften Segmentes gehen durch Längstheilung in vier neben einander liegende über, von denen die beiden mittleren zur Stachelrinne verschmelzen, während die äußeren sich zu den Stachelscheiden ausbilden.

Die Umbildung der Chitinhaut des elften und zwölften Segmentes in Theile des Stachelapparates geht nach KRAEPELIN folgendermaßen vor sich.

Während der Larvenzeit schieben sich die letzten Segmente stark in einander, so dass das zehnte Segment die drei vorletzten und das elfte das ihm nachfolgende zwölfte Segment verdeckt. Dadurch werden auch die zwei Zapfen des elften Segmentes der Stachelrinne aufgelagert und die beiden vorletzten Segmente stark umgebildet. Sie gliedern sich aber rasch in eine Rücken- und Bauchschuppe. Die Bauchschuppe des elften Segmentes bleibt zum größeren Theile häutig und zeigt nur eine am vorderen Rande liegende bogenförmige Verdickungsschicht, mit welcher sich die Zapfen des elften Segmentes nach vorn verlängert haben. Diese Verdickung differenzirt sich zu Schienen- und Stechborstenbögen. Außerdem entsteht aus dem elften Segmente das Gabelbein und der Winkel. Durch Faltungen gliedern sich an der zwölften Bauchschuppe oblonge und quadratische Platte von einander. Der mittlere Theil der zwölften Bauchschuppe wird zum Rinnenwulst. Die Rückenschuppen des elften und zwölften Segmentes sind häutig und klein, die des zwölften Segmentes ist ein ganz dünner Streif, die des elften bildet zwei rudimentäre Rückenplatten. Der ganze Stachelapparat wird also von den Bauchschuppen des elften und zwölften Segmentes und deren Anhängen gebildet.

Kurze Zeit darauf trat DEWITZ (16) dieser Auffassung schroff entgegen und leitete aus seinen entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen die Behauptung ab, dass der Stachel der Hymenopteren sowohl, wie die Legescheide der Orthopteren aus zwei Paaren von Imaginalscheiben des elften und zwölften Körpersegmentes der Larven entstehen, welche sich an der Ventralfläche der

---

[1] Das Verständnis der verschiedenen Arbeiten über den Hymenopterenstachel wird häufig dadurch erschwert, dass die einzelnen Autoren, je nachdem sie den Kopf als Segment rechnen oder nicht, vierzehn beziehungsweise dreizehn Larvensegmente zählen. Der Einheitlichkeit wegen beziehe ich die verschiedenen Angaben von jetzt an auf die Zahl von dreizehn Segmenten, indem ich den Kopf aus naheliegenden Gründen nicht als Segment schätze.

eben genannten Segmente mächtig entfalten. Die letzten Körpersegmente sollen nur einen ganz untergeordneten Antheil an der Stachelbildung nehmen. Dewitz betont an vielen Stellen seiner Abhandlung nachdrücklich, dass die Anhänge des elften und zwölften Segmentes nicht bloß frei über die Körperfläche sich in die Länge strecken (in analer Richtung), sondern dass sie auch, oralwärts vorwachsend, an die Wand der beiden vorletzten Körpersegmente sich anlegen, verdickt werden und lateral gekrümmt als Schienen- und Stechborstenbögen sich verlängern. Die drei letzten Körpersegmente nehmen unterdessen an Größe ab, schieben sich besonders ventral, später auch dorsal in einander und kommen so immer mehr innerhalb des großen zehnten Segmentes zu liegen. »Bei der ausgebildeten Puppe erblickt man nur noch schwache Andeutungen der jetzt sehr verkümmerten beiden vorletzten Segmente, welche früher den übrigen an Größe gleichkamen.« Inzwischen haben sich die Anhänge mächtiger entwickelt; die symmetrischen Anlagen der Stachelrinne sind mit einander fast vollständig verwachsen, nur ihre vorderen dem zwölften Segmente anhaftenden Basalstücke bleiben getrennt, wachsen dem zwölften Segmente an und bilden, indem sie sich seitlich krümmen, die künftigen Rinnenschenkel. In gleicher Weise gehen aus den Anhängen des elften Segmentes, welche niemals median verwachsen, die Stechborsten hervor, und ihre vorderen Endstücke, die unmittelbar unter den künftigen Rinnenschenkeln liegen, bilden sich zu den Stechborstenbögen um. Die beiden seitlichen Anhänge des zwölften Segmentes verwachsen an ihrem vorderen Theile mit dem vorletzten Segmente, nur ihre hinteren Enden bleiben frei. Dadurch entsteht zwischen den vorderen Stücken dieser Anhänge eine rinnenartige Vertiefung, der künftige Rinnenwulst, und die vorderen verwachsenen Stücke bilden die oblongen Platten. Die frei bleibenden Abschnitte der beiden Anhänge wachsen zu den eigentlichen Stachelscheiden aus. Aus dem verkümmerten vorletzten Segmente wird nur ein kleiner Theil in den Stachelapparat einbezogen, nämlich die Seitenstücke, welche zu den quadratischen Platten erhärten und »weiter nach seinem vorderen Rande zu bildet sich in der weichen Körperhaut ein Chitinstück, der Winkel, welcher die Verbindung zwischen den quadratischen Platten und den Stechborstenschenkeln herstellt«. Welchem Segmente derselbe entstammt, konnte Dewitz nicht feststellen, da die verkümmerten Segmente gar zu wenig von einander abgegrenzt sind.

Beyer's (27) Untersuchungen über den Stachelapparat verschiedener Hymenopteren bezeichnen eigentlich keinen Fortschritt in der Erkenntnis der weiblichen Geschlechtsanhänge dieser Insekten. So weit die Stacheltheile aus Segmentanhängen hervorgehen, bestätigen seine Untersuchungen an Apis, Vespa, Myrmica laevinodis und Formica rufa die Angaben von Dewitz. In der Schilderung der Entwicklung aller übrigen Stacheltheile tritt uns eine Vermischung der Resultate von Kraepelin und Dewitz entgegen. So lässt Beyer mit Kraepelin die Bögen der Stachelrinne und der Stechborsten aus dem drittletzten Segmente hervorgehen. Die oblongen Platten entstehen analog den Untersuchungen von Dewitz aus zwei Wülsten, die lateral von der Stachelrinne liegen und nach hinten in die Stachelscheiden übergehen. Die äußere Hälfte dieser Partie bildet die Anlage der quadratischen Platte. Beide Gebilde gehören zum vorletzten Segmente, dem auch der Rinnenwulst entstammt. Der Winkel wird in der seitlichen, das Gabelbein in der medianen Partie des drittletzten Segmentes angelegt.

In neuerer Zeit untersuchte Kahlenberg (28) die Entwicklung des Bienenstachels und bestätigte, beziehungsweise erweiterte die Angaben von Dewitz. Morphologische Fragen hat Kahlenberg nicht berührt. Aus seinen entwicklungsgeschichtlichen Resultaten geht jedoch hervor, dass er eine größere Betheiligung des Hautskelettes an der Stachelbildung beobachtete als Dewitz und Beyer. Die Stechborsten werden nach Kahlenberg aus zwei Epidermisverdickungen der elften, Stachelrinne und Stachelscheiden aus vier von Anfang an getrennten Zapfen der zwölften Bauchschuppe gebildet. Die Wurzeln der Stechborsten sind bei einer vierzehn Tage alten Larve als künftige Borstenschenkel charakterisirt, indem sie, weiter von der Mittelebene entfernt, seitlich gebogen sind. Das hintere Ende der Stechborstenschenkel verdickt sich zum Winkel. Die Schienenbögen entstehen aus bogenförmigen Verdickungen der Körperhaut am Vorderrande des zwölften Segmentes.

Während die älteren Autoren nur eine Betheiligung der Bauchschuppen am Aufbau des Stachels kannten, beobachtete Kahlenberg, dass der ganze zwölfte Körperring, von dem die Stachelscheiden vorgewachsen sind, sich in je zwei laterale Stücke gliedert, von denen die beiden inneren die oblongen, die äußeren die quadratischen Platten bilden. Diese Beobachtung bezeichnet einen bedeutenden Fortschritt gegenüber den früheren Untersuchungen.

Die neueste Arbeit auf diesem Gebiete, von Kulagin (32), bewegt sich, was die Geschlechtsanhänge betrifft, in den Bahnen der verwandten Untersuchung von Ganin (11) und enthält über die Geschlechtsbewaffnung nur kurze Angaben.

Abgesehen von den Thysanuren (Nicoletia, Machilis, Lepisma, Lepismina), bei denen nach E. Haase (22) nur je zwei ventrale Anhänge am achten und neunten Abdominalsegmente auftreten, entwickeln sich auch bei anderen Insektengruppen die Legeapparate aus anologen Anhängen des vorletzten und drittletzten Segmentes, so bei Orthopteren (Dewitz, Peytoureau) und Hemipteren (Heymons, 31 a).

Überblickt man die Resultate der bisherigen Untersuchungen, so kann es nicht entgehen, dass die allgemeine Anschauung von der Genese des Hymenopterenstachels im Laufe der Zeiten mannigfach wechselte. Lacaze-Duthiers und seine Zeitgenossen glaubten in demselben lediglich metamorphosirte Segmente erkennen zu müssen, während Ouljanin ihn ausschließlich aus ventralen Segmentanhängen hervorgehen ließ. Kraepelin's Verdienst ist es, die moderne Anschauung von der Entstehung des Stachels angebahnt zu haben. Die entwicklungsgeschichtliche Forschung der beiden letzten Jahrzehnte lieferte hierauf den sicheren Nachweis, dass der Stachelapparat der Hymenopteren theils aus ventralen Segmentanhängen, theils aus der benachbarten Körperhaut selbst hervorgeht.

Unzweifelhaft steht fest, dass die geraden Theile des Stachelapparates aus sechs ventralen Epidermisverdickungen des elften und zwölften Körpersegmentes entstehen, und zwar gehören die Stechborsten dem elften, die Stachelrinne und die Scheiden dem zwölften Segmente an.

Über die Betheiligung des Hautskelettes am Aufbau des Stachels herrscht dagegen noch nicht die wünschenswerthe Klarheit und Einigkeit. Aus der Körperwand differenziren sich nach Kraepelin sämmtliche Stücke des Stachels mit Ausnahme der geraden Theile, nach Dewitz nur quadratische Platte und Winkel, nach Beyer Bögen, Rinnenwulst, Winkel und Gabelbein, und nach Kahlenberg sämmtliche Stacheltheile mit Ausnahme von Stechborstenbogen und Winkel, sowie der geraden Anhänge. Wie sich die Theile des Stachelapparates nach den Ansichten der einzelnen Autoren auf die beiden in Frage kommenden Segmente vertheilen, lehrt folgende Tabelle.

Autoren	Stechborsten	Stachelrinne	Stachelscheide	Stechborstenbögen	Schienenbögen	Oblonge Platte	Quadrat. Platte	Winkel	Rinnenwulst	Gabelbein
Kraepelin	Anhänge des XI	XII	XII	XI*		XII*	XII*	XI*	XII*	XI*
Dewitz				XI	XII	XII	XII*	?*	XII	—
Beyer				XI*		XII	XII	XI*	XII*	XI*
Kahlenberg				XI	XII*	XII*	XII*	XI	XII*	—

* bezeichnet diejenigen Stacheltheile, die der Körperhaut entstammen.

Aus dieser Tabelle ersieht man, dass Winkel und Stechborstenbögen nach dem übereinstimmenden Resultate aller Autoren und nach Kraepelin und Beyer auch das Gabelbein zum elften Segmente gehören, während Rinnenwulst, oblonge und quadratische Platten dem zwölften Segmente entstammen. Ob die Stachelrinnenbögen aus dem elften oder zwölften Segmente hervorgehen, ist noch unentschieden. Kraepelin und Beyer rechnen dieselben zum elften, Dewitz und Kahlenberg zum zwölften Segmente.

II. Der Antheil des Hautskelettes am Aufbau des Stachelapparates.

Nachdem die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen mit Sicherheit erwiesen haben, dass der Stachel nicht ausschließlich aus ventralen Anhängen sich entfaltet, und dass das Hautskelett nicht ganz zu Grunde geht, sondern zum Theil in den Stachelapparat einbezogen wird, erhebt sich die Frage, ob diese Skeletttheile vollständig umgebildet sind zu Stücken, die in Anpassung an die mechanische Funktion des Stachels ihre typischen Formcharaktere ganz verloren haben, oder ob sie noch morphologische Beziehungen zum Hautskelett erkennen lassen. Da die bisherigen Beobachter, abgesehen von LACAZE-DUTHIERS, der auch andere Hymenopterenspecies heranzog, fast ausschließlich den Verhältnissen bei der Honigbiene ihre Aufmerksamkeit zuwandten, hoffte ich durch die vergleichend-anatomische Untersuchung einer möglichst großen Zahl von Arten verschiedener Familien bessere Aufschlüsse zu gewinnen und bin in dieser Erwartung nicht getäuscht worden. Fehlt auch meiner Darstellung der entwicklungsgeschichtliche Nachweis, da die Beschaffung des nöthigen Materials nicht möglich war, so hat mich doch die vergleichende Methode sichere Resultate finden lassen. Ich beginne nun mit der Schilderung meiner Befunde.

1. Die Gliederung des abdominalen Hautskelettes.

Die chitinöse Cuticula des Insektenleibes, das Exoskelett, bildet nicht einfach einen cylindrischen Schlauch von gleichmäßiger Dicke, sondern stellt sich als eine Hülle mit Zonen von verschiedener Chitinstärke dar. Jede Hymenopterenlarve wird so, abgesehen vom Kopfe, von dreizehn vollkommen geschlossenen, ungefähr gleichmäßig starken, Chitinringen umkleidet, die durch intersegmentale Ringtaschen mit schwächerer Chitinablagerung von einander abgegrenzt sind. Anal werden die Segmente enger.

Diese dreizehn Körpersegmente der Larve sind während der Imaginal- und Subimaginalperiode nicht mehr so leicht erkennbar als während der früheren Larvenzeit, da die von der Epidermis der einzelnen Segmente gebildeten Stücke des chitinösen Exoskelettes ganz verschiedenartig entwickelt werden. Die drei vordersten Segmente büßen ihre gegenseitige Beweglichkeit schnell ein und verschmelzen mehr oder weniger fest zum starren Thorax. Der Chitingürtel jedes dieser drei Segmente gliedert sich dabei in mehrere starr verbundene Stücke. Von den nächstfolgenden Abdominalsegmenten tritt bei Hymenopteren das vorderste, also das vierte Körpersegment (Mittelsegment), dicht an die Thoraxsegmentgruppe heran und verschmilzt so vollständig mit ihr, dass meist nur seine Rückenschuppe als Abschlussplatte der hinteren Thoraxwand nachweisbar bleibt.

Die übrigen Abdominalsegmente erhalten sich in höherem Grade selbständig und freier beweglich, nur die letzten Körperringe erleiden bedeutendere Umbildungen. Ihr Durchmesser wird geringer, so dass das Abdominalende kegelförmig zuläuft. Der Chitingürtel der

Abdominalsegmente zerfällt am Beginn der Imaginalzeit in je eine dorsale und ventrale Zone, in Rückenund Bauchschuppe, welche durch laterale dünnere, taschenartig unter die Rückenschuppe eingefaltete Chitinmembranen, Lateralmembranen, in beweglichem Zusammenhang stehen. Die äußerlich sichtbaren Rückenschuppen tragen stets ein Stigmenpaar. Auch die Chitingürtel der auf einander folgenden Segmente sind durch dünnere, ringförmige, ebenfalls nischenartig unter die jeweils vorhergehenden Rücken- beziehungsweise Bauchschuppen vorspringende Chitinmembranen, Intersegmentalmembranen, beweglich verbunden, so dass jedes vorhergehende Segment das nächstfolgende deckt. Den oralen und analen Rand jedes Segmentes bezeichne ich künftighin als prä- und postsegmentalen. Der eben geschilderte Charakter der Chitinbedeckung der Abdominalsegmente ist gegen das hintere Körperende weniger ausgeprägt. Bei Hymenopteren bilden nur sechs Abdominalsegmente, nämlich die Körpersegmente V—X, deutliche Rücken- und Bauchschuppen. Vom elften Segmente ist nur die Rückenschuppe nachweisbar, dann folgt der Stachelapparat und die kleine Afterschuppe.

Da die letzten Abdominalringe bei allen Aculeaten stark modificirt und vollständig verdeckt sind, so dass ohne weiteres vergleichendes Material ihr morphologischer Werth nicht zu bestimmen ist, will ich von den Verhältnissen bei Terebrantiern ausgehen, deren langes Abdomen sowohl sämmtliche Bauch- und Rückenschuppen als auch den Stachelapparat frei zu Tage treten lässt. Nur durch das Studium der einfachen Verhältnisse bei Terebrantiern können wir das richtige Verständnis für die aus dem Hautskelett hervorgegangenen Stacheltheile finden, denn hier liegt der Stachelapparat frei und stellt einen vollkommen geschlossenen Ring dar.

Von Terebrantiern konnte ich bisher untersuchen Ichneumon bucculentus, Amblyteles castigator, Trogus lutorius, Cryptus migratorius, Rhyssa persuasoria, Ephialtes mesocentrus und tuberculatus, Pimpla instigator, Anomalon circumflexum, Ophion luteus, Paniscus testaceus; Cynips quercus folii; Cimbex variabilis, Hylotoma pagana und ustulata, Tenthredo spec., Dolerus eglanteriae; Sirex juvencus und gigas, die ich zum Theil der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. Hauser in Erlangen verdanke.

Meiner Schilderung des abdominalen Hautskelettes dieser Gruppe lege ich als leicht verständliches Beispiel

Hylotoma pagana
(Fig. 1)

zu Grunde.

Das Abdomen ist dorsoventral wenig komprimirt. Abgesehen vom ersten Abdominalsegmente, das an den Thorax herangezogen ist, sind sechs vollständige Segmente frei nachweisbar, nämlich die Körpersegmente V—X. Die chitinöse Cuticula der einzelnen Segmente ist in je eine größere Rücken- und kleinere Bauchschuppe zerfallen. Jede Rückenschuppe greift mit ihrer lateralen Partie über den dorsalen Rand der entsprechenden Bauchschuppe herüber. Die Lateralmembran ist taschenartig unter die Rückenschuppe eingeschlagen. Die Beziehungen je zweier auf einander folgender Segmente erinnern in so fern noch etwas an larvale Verhältnisse, als nur die laterale Partie der ringförmigen Intersegmentalmembranen vollständig unter die jeweils vorhergehende Rückenschuppe eingefaltet ist, während die größere dorsale und die ventrale Zone theilweise frei liegt (Fig. 1 *Is*). Analwärts werden die Chitingürtel enger, da das Abdomen stumpf-kegelförmig zuläuft.

Während bei sämmtlichen Aculeaten das elfte Segment äußerlich nicht erkennbar ist, folgt bei Hylotoma hinter dem zehnten Segmente noch die Rückenschuppe des elften, die sich, abgesehen von ihrer geringeren Größe, in nichts von den vorhergehenden unterscheidet (Fig. 1 *XId*). An diese und die zehnte Bauchschuppe schließt sich der Stachelapparat an, durch eine Ringmembran mit den vorhergehenden Chitinstücken verbunden. Derselbe ist nicht, wie bei den Aculeaten, unter die letzten Rücken- und Bauchschuppen geschoben, sondern reiht sich diesen, allseitig äußerlich sichtbar, an (Fig. 1). Die Anordnung seiner Theile ist trotz mancher Abweichungen im Bau derselben die gleiche wie am Stachel von Apis mellifica. Ganz ventral ragen die beiden Stechborsten nach hinten (Fig. 1 *St*). Dieselben hängen mit der Stachelrinne und ihren Bögen so locker zusammen, dass sie beim Abtrennen des Stachelapparates vom übrigen Hautskelette fast regelmäßig an der den Stachel mit der zehnten Bauchschuppe verbindenden Membran hängen bleiben und dann direkt unter der elften Rückenschuppe liegen.

Der übrige Theil des Stachelapparates bildet einen vollkommen geschlossenen Ring, der als der Chitingürtel des zwölften Segmentes zu betrachten ist, weil er hinter der elften Rückenschuppe liegt. Wichtig für diese Deutung ist die Thatsache, dass hier an Stelle der vollkommen getrennten quadratischen

Platten der Honigbiene ein breiter dorsal gekrümmter Chitinreif, das Epipygium (Fig. 1 *Ep*), sich findet. André (17, I, Taf. I, Fig. 1 *d8*) bezeichnet dasselbe als Rückenschuppe des achten Abdominalsegmentes (im Sinne Lacaze-Duthiers?). Da André das erste, an den Thorax herangetretene Abdominalsegment, das segment médiaire, nicht zählt, entspricht die achte abdominale Rückenschuppe der zwölften unserer Zählung. Beweise für die Rückenschuppennatur des Epipygium finde ich bei André nicht. Die Beziehungen desselben zum übrigen Hautskelett lassen sich jedoch leicht beobachten und entsprechen vollkommen denen der übrigen Rückenschuppen. Zwischen dem postsegmentalen Rande der elften Rückenschuppe und dem präsegmentalen des Epipygium spannt sich eine Membran (Fig. 1 *Is*), die den Intersegmentalmembranen homolog ist. Auch von dieser Membran ist nur der laterale Bezirk vollständig unter den postsegmentalen Rand der elften Rückenschuppe eingefaltet (Fig. 1), genau so, wie ich es für die Intersegmentalmembranen der vorhergehenden Segmente geschildert habe. Die zwölfte Rückenschuppe springt ferner in der gleichen Weise, wie alle anderen freien Rückenschuppen es thun, lateral über den ventral liegenden Chitinbogen vor und deckt dadurch die zarte laterale Membran desselben. Der letztere ist desshalb als die zugehörige Bauchschuppe des zwölften Segmentes zu betrachten. Der ventrale Bogen ist nicht von gleichmäßiger Chitindicke, sondern in drei Zonen differenzirt: die lateralen Partien dieser zwölften Bauchschuppe stellen die beiden oblongen Platten dar. In der ventralen Medianebene wird der Chitingürtel des zwölften Segmentes bei allen Hymenopteren durch eine dem Rinnenwulst bei Apis homologe Membran geschlossen, die zwischen den medianen (ventralen)[1] Rändern der oblongen Platten ausgespannt auch dem oralen Ende der Stachelrinne angewachsen ist. Die Beziehungen des dorsalen Epipygium zu den oblongen Platten als laterale Bauchschuppenpartien sind dadurch etwas modificirt, dass beide gegen einander, wenn auch nur wenig, in der folgenden Weise verschoben sind. Während nämlich an den übrigen Segmenten jede Rückenschuppe nur mit ihrer lateralen Partie die zugehörige Bauchschuppe deckt (Fig. 1 *X*), liegt das Epipygium mit seiner größeren postsegmentalen Randzone der oblongen Platte (Fig. 1 *o.p*) auf. Dieses eigenthümliche Verhalten findet darin seine einfache Erklärung, dass

---

[1] Wo sich, wie hier, die morphologischen Bezeichnungen nicht mit den topographischen decken, füge ich letztere in ( ) hinzu.

das hintere Körperende stumpf-kegelförmig zuläuft, wodurch Epipygium und oblonge Platte einander anal so sehr entgegengeneigt werden, dass der laterale (dorsale) Rand der letzteren unter den postsegmentalen der Rückenschuppe rückt. Bei den Aculeaten werden wir einer noch viel weiter gehenden Verlagerung beider Platten begegnen.

Die Gliederung der aus dem zwölften Segmentringe hervorgegangenen Stacheltheile entspricht also bei Hylotoma pagana durchaus den Gliederungsgesetzen der übrigen Abdominalegmente. Das Epipygium bildet die Rückenschuppe, die oblongen Platten sammt Rinnenwulst die Bauchschuppe des zwölften Segmentes. Diese vier Stacheltheile bilden einen vollkommen geschlossenen Ring.

Dorsal vom Stachelapparat mündet im dreizehnten Segmente der Enddarm. Da das Segment selbst klein ist, ist auch der Chitingürtel desselben nur schwach entwickelt, zeigt aber die typische Gliederung in Rücken- und Bauchschuppe, welche wie zwei Klappen den After umschließen. Die Ausbildung dieser Klappen ist bei den Hymenopteren großen Schwankungen unterworfen. Bei Hylotoma pagana ist nur die Rückenschuppe stark ausgeprägt (Fig. 1 *XIIId*) und mit dem Epipygium fest verwachsen, wie dies auch bei anderen Terebrantiern zu beobachten ist. Unmittelbar unterhalb des lateralen Randes dieser Schuppe sitzt in der von den oblongen Platten dorsal ziehenden weichen Membran je ein kleines, beborstetes, Zäpfchen, der Analtaster (Fig. 1 *At*). Dieses für die Terebrantier charakteristische Gebilde fehlt den Aculeaten.

Unter den Terebrantiern erleiden die soeben an Hylotoma geschilderten Grundzüge des Stachelbaues nur geringfügige Veränderungen.

In den einzelnen Gruppen der Aculeaten sind dieselben jedoch mehr oder weniger stark modificirt, so dass es ohne Kenntnis der bei Terebrantiern herrschenden Verhältnisse oft unmöglich sein würde, die einzelnen Stacheltheile richtig zu deuten.

Unter den Terebrantiern stehen die Uroceriden Hylotoma pagana am nächsten. Sirex gigas und juvencus unterscheiden sich von derselben hauptsächlich durch die stärkere Zusammenschiebung der Chitinringe. Während bei Hylotoma die Bauch- resp. Rückenschuppen einander nur theilweise decken, sind dieselben bei Sirex so stark in einander geschoben, dass die Intersegmentalmembranen nicht mehr sichtbar sind. Auch der Stachelapparat, dessen Theile einen breiten, allseitig geschlossenen Ring bilden, ist näher an die letzten freien Rücken- und Bauchschuppen herangezogen, so dass die orale Partie desselben verdeckt wird. Immerhin ist aber noch der größere anale Theil des Stachels direkt sichtbar.

Bei den meisten Ichneumoniden (Ichneumon, Amblyteles, Trogus) ist der Stachelapparat noch weiter unter die vorhergehenden Ringe geschoben. Besonders das Epipygium ist fast vollständig von der elften Rückenschuppe verborgen. Die Ventraltheile des Stachels liegen dagegen noch mit Ausnahme der vorderen Bogenpartien völlig frei. Das Stachelrinnensegment (XII) ist stets als vollkommen geschlossener, breiter, Ring nachweisbar.

In den Vertretern der Gattung Cimbex lernen wir Terebrantier kennen, die in mancher Hinsicht schon an die Aculeaten erinnern. Die abdominalen Hautskelettelemente sind nämlich so stark in einander geschoben, dass selbst an der Ventralseite nur noch wenig vom Stachelapparate sichtbar ist. Das Stachelrinnensegment ist zwar noch vollkommen ringförmig geschlossen, aber das Epipygium stellt keinen überall annähernd gleich breiten Chitinbogen dar, sondern besteht in ähnlicher Weise, wie wir es später bei manchen Aculeaten beobachten werden, aus zwei großen lateralen Platten, die durch eine schmälere Brücke dorsal verbunden sind.

Diese Verhältnisse leiten zu den Aculeaten über. Bei denselben scheinen die letzten Segmente ganz zu fehlen, da bei keiner Art dieser Gruppe elfte Rückenschuppe, Stachelapparat und Afterschuppe äußerlich sichtbar sind. Abgesehen von den Chrysiden, bei denen meist nur drei bis vier Ringe äußerlich nachweisbar sind, zählen wir auch bei Aculeaten sechs vollständige Rücken- und Bauchschuppen, die den Segmenten V—X angehören und stark zusammengeschoben sind, so dass nicht bloß die Intersegmentalmembranen, sondern auch schmale Zonen der Segmentgürtel selbst über einander liegen[1].

---

[1] Die Gestalt des Abdomens beeinflusst Form und Anordnung der Bauch- und Rückenschuppen bei den Aculeaten sehr. Das Abdomen der Terebrantier, dessen einzelne Hautskelettstücke verhältnismäßig wenig über einander greifen, besitzt meist die Form eines langgestreckten, dorsoventral oder lateral komprimirten, Cylinders, der anal, ohne sich bedeutend zu verengern, stumpf-kegelförmig zuläuft. Ferner setzt sich das Abdomen der Terebrantier meist in seiner ganzen Breite an den Thorax an, so dass der mittlere Körperabschnitt direkt in den Hinterleib übergeht. Ausnahmen sind z. B. Chalciden und Cynipiden (Leucopsis, Chalcis, Eucharis, Torymus, Ibalia etc.), bei denen wie bei Aculeaten ein mehr oder weniger deutlicher Stiel vorhanden ist. Bei den Aculeaten dagegen sind das zweite oder das zweite und dritte Abdominalsegment ganz oder theilweise zu einem mehr oder weniger beweglichen Hinterleibsstiel stark verengert, durch den das Abdomen stets deutlich vom Thorax abgesetzt erscheint. Die übrigen freien Chitingürtel umschließen kein langgestreckt cylindrisches sondern ein meist spitz kegel-

Ferner ist die eigenthümliche gegenseitige Verlagerung der letzten Rücken- und Bauchschuppen, auf die schon bei Hylotoma kurz hingewiesen wurde, in weit höherem Grade am Abdomen der Aculeaten ausgeprägt. Betrachten wir die Skizze eines Abdomens von Vespa crabro (Fig. 2), so fällt Folgendes auf. Sämmtliche Bauchschuppen liegen fast in einer Ebene. Am sechsten und siebenten Segmente (Fig. 2 *VI* und *VII*) sind Bauch- und Rückenschuppen annähernd parallel zu einander gerichtet. Anal werden die Segmente enger, und gleichzeitig biegen sich die Rückenschuppen mehr und mehr zur Ventralebene herunter (Fig. 2 *VIIId*, *IXd*), so dass die zehnte Rückenschuppe unter einem spitzen Winkel gegen die entsprechende Bauchschuppe geneigt ist (Fig. 2 *Xd*). Dadurch werden die Rückenschuppen derart verlagert, dass der präsegmentale Rand nicht mehr oral, sondern fast dorsal und der postsegmentale nicht mehr anal, sondern ventral schaut. Dann überragt die Rückenschuppe nicht mit ihrem lateralen sondern mit ihrem postsegmentalen Rande die Bauchschuppe. Bei Formiciden sind die letzten Rückenschuppen einer noch weiter gehenden Verlagerung unterworfen, wie die Skizze des Abdomens von Atta cephalotes (Fig. 3) zeigt. Hier steht die zehnte Rückenschuppe fast im stumpfen Winkel auf der Bauchschuppenebene (Fig. 3 *Xd*).

Rücken- und Bauchschuppe des zehnten Segmentes scheinen das hintere Körperende zu begrenzen. Hebt man jedoch die zehnte Rückenschuppe auf, so sieht man in eine Höhle hinein, in welche die letzten Segmente eingezogen sind. Zieht man den Stachelapparat vorsichtig aus dem zehnten Segmentringe heraus, so erhält man ein Bild, das ich zunächst an einem Crabroniden genauer beschreiben will.

Ammophila sabulosa.

(Fig. 4.)

Dem aus der Abdominalhöhle hervorgezogenen Stachelapparate sitzt dorsal zunächst die elfte Rückenschuppe (Fig. 4 *XId*) sattelförmig auf. Dieselbe besteht aus zwei größeren lateralen Stücken, die durch einen breiten dorsalen Bogen (Fig. 4 *db*) mit einander verbunden sind.

---

förmiges oder, wie bei den Ameisen, ein kugelförmiges Abdomen. Da die eigentliche abdominale Leibeshöhle der Aculeaten relativ nicht kleiner, die Zahl der schützenden Cuticulartheile jedoch geringer ist als bei den Terebrantiern, so sind die stark in einander geschobenen Bauch- und Rückenschuppen des Aculeatenabdomens viel länger als die der Terebrantier.

Während also bei den Terebrantiern diese Schuppe den übrigen Rückenschuppen vollkommen gleichwerthig angereiht ist, liegt dieselbe bei Ammophila sabulosa und den Aculeaten überhaupt nicht mehr frei zu Tage, sondern ist engere Beziehungen zum Stachelapparate eingegangen und mit diesem in das Abdomen hineingeschoben worden.

Eine breite, ringförmige Membran zieht vom postsegmentalen Rande des zehnten Segmentes zum Stachelapparate und setzt sich dorsal an den präsegmentalen Rand der elften Rückenschuppe und ventral an die Bögen des Stachelapparates an. Dieselbe ist der Intersegmentalmembran zwischen dem zehnten und elften Segmentringe homolog und stets breit unter die Chitinhaut des zehnten Segmentes eingeschlagen.

Die Stechborsten und ihre Bögen befinden sich im engsten Verbande mit der Stachelrinne und den Schienenbögen, so dass morphologische Beziehungen zum Hautskelette nicht mehr erkennbar sind. Der übrige Theil des Stachelapparates ist auch bei Ammophila sabulosa noch zu einem vollständigen Ringe geschlossen, dessen dorsale Hälfte die beiden quadratischen Platten bilden (Fig. 4 *qu.P*). Die Rückenschuppennatur derselben ist nicht mehr so deutlich wie am Epipygium der Terebrantier, da sie nur durch einen ganz schmalen dorsalen Bogen (Fig. 4 *db*) mit einander verbunden sind, was wir schon am Epipygium von Cimbex beobachten konnten. Den quadratischen Platten liegen die Seitenstücke der elften Rückenschuppe auf. Die Verbindung beider Platten wird durch die Intersegmentalmembran (Fig. 4 *Is*) hergestellt, die zwischen dem postsegmentalen Rande der elften Rückenschuppe und dem präsegmentalen der quadratischen Platten ausgespannt ist. Die ventrale Schuppe des Stachelrinnensegmentes wird, wie bei den Terebrantiern, von den beiden oblongen Platten und dem Rinnenwulste gebildet. Die Beziehungen der oblongen zu den quadratischen Platten sind nur verständlich, wenn wir jene oben geschilderte Verlagerung der letzten Rückenschuppen berücksichtigen, da dieser Verschiebung auch die dorsalen Stacheltheile unterworfen sind. In Folge dessen ragt der präsegmentale Rand der elften Rückenschuppe und der quadratischen Platten bei Ammophila dorsal (Fig. 4). Ihre gegenseitigen Lagebeziehungen werden dadurch nicht geändert, da ja beide in der gleichen Weise verschoben sind. Die ventralen oblongen Platten dagegen werden jetzt derart von den quadratischen überdeckt, dass nicht die laterale, sondern die postsegmentale Randpartie der letzteren über den lateralen (dorsalen) Rand der oblongen

Platten herübergreift. Die Anordnung der Stacheltheile unter einander ist mithin in genau der gleichen Weise modificirt, wie wir dies schon an den vorhergehenden Hautskelettelementen beobachten können. Eine Lateralmembran verbindet oblonge und quadratische Platte jeder Seite.

Wir sehen also, dass auch bei Ammophila die Gliederung der Haut des Stachelrinnensegmentes sich im engsten Anschluss an die Stilgesetze der abdominalen Exoskelettelemente vollzogen hat.

Die Afterschuppe ist bei sämmtlichen Crabroniden vollkommen membranös und lässt, abgesehen von der dorsalen Lage, keine Beziehungen zum Stachelapparat erkennen.

Bei Pompiliden und Heterogynen, von denen ich zahlreiche Species untersuchen konnte, begegnen wir ganz analogen Verhältnissen. Stets ist der Stachelapparat vollkommen ringförmig geschlossen, wenn gleich die dorsale Partie dieses Ringes meist sehr schmal ist.

Bisher haben wir den Chitingürtel des Stachelrinnensegmentes als geschlossenen Ring kennen gelernt. Bei Hylotoma, Sirex und anderen Terebrantiern war der dorsale Bogen dieses Segmentes, das Epipygium, als deutliche Rückenschuppe vorhanden. Aber schon bei Cimbex machte sich eine Reduktion der medianen Partie des Epipygium zu einer schmalen, zwei große laterale Platten verbindenden, Chitinbrücke bemerkbar. Während die quadratischen Platten der Crabroniden, Pompiliden und Heterogynen dorsal noch durch einen, wenn auch sehr schwachen, Chitinbogen zusammengehalten werden, ist bei den Vespiden der gänzliche Zerfall des zwölften Chitinringes, wie wir ihn bei der Honigbiene beobachten, dadurch angekündigt, dass der dorsale Verbindungsbogen der quadratischen Platten in der Medianlinie unterbrochen ist.

Vespa media.

(Fig. 5.)

Betrachten wir den Stachelapparat von Vespa media genauer, so ist zunächst zu bemerken, dass die Lagebeziehungen seiner Theile genau die gleichen bleiben, wie bei Ammophila sabulosa. Hier wie dort zieht eine breite, unter den postsegmentalen Rand des zehnten Segmentringes tief ringförmig eingeschlagene Intersegmentalmembran zu dem innerhalb des zehnten Segmentes liegenden Stachelapparat und der elften Rückenschuppe. Die letztere besteht aus zwei größeren lateralen Platten, die durch einen schmalen präsegmentalen Steg verbunden sind (Fig. 5 *db*). Der Stachelapparat ist zwar dorsal zueine mehr aufgerichtete Stellung ein, so dass der Rand mit dem Stigma dem After zugekehrt ist und als hinterer bezeichnet werden muss.« Dewitz giebt diesem Gebilde keinen Namen. Dass dasselbe, so weit sich aus Dewitz' Schilderung ersehen lässt, nicht etwa der elften Rückenschuppe entspricht, die ja meistens ein Stigma trägt, geht aus der weiteren Beschreibung der fraglichen Platte deutlich hervor: »Dieser Rand (nämlich der hintere) schlägt sich nach innen und vorn um und geht in ein gehöhltes Chitinstück über. Am vorderen unteren Ende läuft letzteres in einen kurzen Stiel aus, der sich dem Winkel inserirt, am hinteren oberen Ende verschmilzt es gänzlich mit der übrigen Plattenfläche. Von dieser geht ein Chitinstreif aus, der über das ganze vorletzte Rückensegment verläuft, um in die gleichnamige Platte der anderen Seite überzugehen.« Ich habe schon bei Vespa auf die mediale Umbiegung der präsegmentalen (dorsalen) Randzone der quadratischen Platte, sowie auf die Beziehungen dieses gehöhlten Stückes zum Winkel hingewiesen. Diese Analogie und die dorsale Verbindung dokumentiren das fragliche Gebilde bei Typhlopone unzweifelhaft als quadratische Platte, an der das Vorhandensein eines Stigmas von hohem morphologischem Interesse wäre. Es war mir jedoch nicht möglich, die Richtigkeit dieser Angabe zu kontrolliren. Ferner will André am Epipygium einiger Terebrantier (Leucopsis, Phaganophora, Ibalia) Stigmen beobachtet haben. Auf Grund eigener Untersuchungen kann ich für die genannten Terebrantier André's Angabe nicht bestätigen, da bei diesen nicht das Epipygium, sondern die elfte Rückenschuppe die Stigmen trägt, während das Epipygium, sekundär stark modificirt, sammt dem ganzen Stachelapparate so tief in das Abdomen hineingeschoben ist, dass dasselbe äußerlich nicht sichtbar ist. Ob bei anderen Hymenopteren die quadratischen Platten Stigmen tragen, will ich vorläufig dahingestellt sein lassen, da meine diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind. Ich hoffe darüber bald Mittheilungen machen zu können.

Wenn ich hiermit die vergleichende Untersuchung über die feinere Skulptur des Stachelapparates schließe, so glaube ich zur Genüge nachgewiesen zu haben, dass sich stark ausgeprägte Reliefeigenthümlichkeiten der Bauch- und Rückenschuppen auch an den Stacheltheilen nachweisen lassen. Da die feinere Skulptur nicht überall gleich deutlich hervortritt, habe ich mich nicht auf eine oder einige Arten beschränkt, sondern aus einer möglichst großen Anzahl von Arten aller Gruppen passende Vergleichsobjekte ausgewählt, die den Beobachter mit den intimeren Formeigenthümlichkeiten des abdominalen Hautskelettes und seiner Derivate vertraut machen. Die so gewonnenen allgemeinen Resultate meiner vergleichenden Studien lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen.

Während der Larvenzeit ist die Haut der einzelnen Segmente gleichmäßig stark chitinisirt.

Während der mehrfach wiederholten Larvenhäutungen treten an den Chitingürteln sekundäre Versteifungen auf, die besonders am präsegmentalen und lateralen Rande der Bauch- und Rückenschuppen in Form von Leisten und Vorsprüngen auftreten (Präsegmentalleisten und -Höcker, Lateralleiste und -Fortsatz).

Diese sekundären Wandverdickungen sind nicht an allen Bauch- und Rückenschuppen gleichmäßig ausgebildet, sondern weisen in oral-analer Richtung graduelle Verschiedenheiten auf.

Homologe Verdickungen treten auch an den aus dem Hautskelett hervorgegangenen Stacheltheilen auf, die stets die extremsten Umbildungsformen der Reliefeigenthümlichkeiten der einzelnen Rücken- und Bauchschuppen darstellen.

Folgende Theile des Stachelapparates lassen sich mit sekundären Wandversteifungen der Bauch- und Rückenschuppen homologisiren.

Die Stechborstenbögen entsprechen der Präsegmentalleiste der elften Bauchschuppe.

In den Schienenbögen erkennen wir die Präsegmentalleiste der zwölften Bauchschuppe.

Wenn an den Bögen des Stachelapparates kräftige Fortsätze entwickelt sind (Bombus), so lassen sich diese dem Präsegmentalhöcker der übrigen Bauchschuppen vergleichen.

Der Winkel ist eine einfache Verdickung des vorderen Drittels der Seitenrandleiste der elften Bauchschuppe und in besonderen Fällen dem Lateralfortsatz homolog.

Der Stiel der oblongen Platte, homolog dem unpaaren Stamm des Winkels, repräsentirt das vordere Drittel der Seitenrandleiste der zwölften Bauchschuppe.

Der dorsale Verbindungsbogen der quadratischen Platten und die Rudimente desselben entsprechen der Präsegmentalleiste der übrigen Rückenschuppen.

Neben diesen, dem ganzen abdominalen Hautskelett eigenen sekundären Wandverdickungen treten sowohl an den Bauch- und Rückenschuppen, wie auch am Stachelapparate Neubildungen auf, die sich nicht an allen Skelettstücken gleichmäßig finden und die wir füglich als tertiäre Versteifungen bezeichnen können. Hierher rechne ich z. B. eine bei Vespiden, Crabroniden etc. in der elften Rückenschuppe seitlich vom Stigma verlaufende Chitinleiste und am Stachelapparat neben manchen im speciellen Theil genannten Bildungen, besonders das Gabelbein, das eine dem median-oralen Theile der zwölften Bauchschuppe eigene Wandverdickung ist.

Es erübrigt mir zum Schluss noch, das Gesammtresultat der bisherigen Untersuchung kurz festzustellen. Als LACAZE-DUTHIERS um die Mitte dieses Jahrhunderts die Morphologie des Stachelapparates zu ergründen suchte, scheiterte sein Versuch daran, dass er seinen Studien das Gliederungsgesetz zu Grunde legte, welches AUDOUIN für die Thorakalsegmente gefunden hatte, in der Voraussetzung, dass dasselbe auch für das Skelett der Abdominalsegmente gelte. Ich glaube evident nachgewiesen zu haben, dass sich das Stachelrinnensegment eben so wie die abdominalen Chitinringe nur in je eine Bauch- und Rückenschuppe gliedern, und dass sogar feinere Skulpturformen der freien Bauch- und Rückenschuppen auch am elften und zwölften Segment vorhanden sind.

Beide Thatsachen lassen die aus der Körperhaut hervorgegangenen Theile des Stachelapparates als vollwerthige Glieder des abdominalen Hautskelettes erscheinen, mögen auch sekundäre, in Anpassung an specielle Bedürfnisse erfolgte, Modifikationen im einzelnen Falle die morphologische Deutung erschweren.

III. Die Morphologie der Geschlechtsanhänge.

(Stechborsten, Stachelrinne und Stachelscheiden.)

Die bisherige Untersuchung beschränkte sich auf die morphologische Deutung derjenigen Partien des weiblichen Legeapparates, die der Körperwandung entstammen. Diese Skelettelemente sind die Träger ventraler Anhänge, der Geschlechtsanhänge, Gonapophysen im engeren Sinne, nämlich der Stechborsten, Stachelrinne und Scheiden, die morphologisch noch nicht gewürdigt wurden. Schon frühzeitig wurde die Frage aufgeworfen, ob die Geschlechtsanhänge eine Bildung besonderer Art oder anderen Anhängen der Ventralseite homolog seien. An Interesse gewann diese Frage noch, als um die Mitte dieses Jahrhunderts mit dem Aufblühen der embryologischen Forschung Thatsachen bekannt wurden, die zu der

Vermuthung zu berechtigen schienen, dass die Gonapophysen den Thorakalbeinen homolog seien.

Nachdem Rathke (5) im Jahre 1844 an Embryonen der Maulwurfsgrille Abdominalanhänge beobachtet hatte, wandte sich die Aufmerksamkeit der Forscher eifrigst diesen interessanten Gebilden zu und es gelang, auch bei Vertretern anderer Insektengruppen ähnliche Embryonalbildungen nachzuweisen. Besonders Graber (19) hat in seinen Untersuchungen über diesen Gegenstand zahlreiche Beobachtungen über derartige Anhänge niedergelegt. Trotzdem sind wir auch heute noch über die Bedeutung dieser Gebilde völlig im Unklaren. Nur das steht fest, dass diese Abdominalanhänge rasch vergängliche, nur während der Embryonalzeit bestehende Bildungen sind.

Als ventrale Anhänge entstehen während der Embryonalzeit auch die Thorakalbeine und die Mundwerkzeuge. Dieselben werden jedoch im Gegensatz zu den Abdominalanhängen beim Übergang in das Larvenstadium nicht zurückgebildet, sondern erhalten sich als schlummernde, stets nachweisbare Anlagen. Die frühzeitige Entstehung der cephalen, thorakalen und abdominalen Anhänge hat nun die interessante Frage angeregt, ob man in denselben homologe Bildungen erkennen dürfe. So sieht man Antennen und Mundwerkzeuge als Anhänge von vier Kopfsegmenten an. Die ektostichen Styli am neunten Abdominalsegmente von Periplaneta sind auf den distalen Theil eines neunten Abdominalanhanges und die Cerci auf die Anhänge eines elften embryonalen Abdominalsegmentes von Heymons (31a) zurückgeführt worden. In neuester Zeit hat Jaworowski (30) die Spinnwarzen von Trochosa singoriensis mit Abdominalanhängen homologisirt.

Seit Ganin's Untersuchungen an Pteromalinen ist der Gedanke, auch in den Geschlechtsanhängen der Insekten Homologa der übrigen Ventralanhänge erblicken zu müssen, nicht aus der Diskussion verschwunden. Auf die einschlägigen Arbeiten im Einzelnen einzugehen, würde zu weit führen. Während die Mehrzahl der älteren Autoren (Ganin, Ouljanin, Kraepelin, Dewitz u. A.) die Frage nach der Extremitätennatur der Gonapophysen ohne Rückhalt bejahen, hält man in neuerer Zeit dieselbe noch für eine offene, weil bisher nicht nachgewiesen sei, dass sich die Geschlechtsanhänge aus den beim Embryo vorhandenen Extremitätenanlagen entwickeln (Korschelt-Heider 23, Kulagin 32). Heymons (31) verneint die vorliegende Frage sogar auf das entschiedenste.

Über embryonale Abdominalanhänge bei Hymenopteren sind mir nur zwei Angaben bekannt, die beide wenig geeignet erscheinen, die Gliedmaßennatur der Geschlechtsanhänge zu beweisen. Die eine stammt von Bütschli; an passender Stelle werde ich auf dieselbe zurückkommen. Ferner theilt Bürger (34) einige Angaben Carrière's über Hinterleibsanhänge bei Chalicodoma muraria mit: »Anlagen von Hinterleibsbeinen sind selten zu beobachten, niemals frühzeitig, sondern gewöhnlich erst, wenn die Brustbeine die Höhe ihrer Entwicklung erreicht haben; nie habe ich mehr als zwei Paar von Abdominalbeinanlagen deutlich erkennen können und nur einmal als kleine freie Zäpfchen; doch zeigten sich in manchen Fällen auch noch auf dem dritten und vierten Hinterleibssegmente an entsprechender Stelle kleine kreisförmige Verdickungen, vielleicht ganz rudimentäre Anlagen.« Den letzten Abdominalsegmenten fehlten also bei Chalicodoma Ventralanhänge vollkommen, auf welche die Gonapophysen zurückgeführt werden könnten. Diese Thatsache ist mit dem von Heymons (31 a) erwähnten Verhalten der Nepa-Embryonen in Parallele zu setzen.

Als eines der wichtigsten Kriterien für die Extremitätennatur der Geschlechtsanhänge wird von Verhoeff (33) die häufig zu beobachtende Gliederung derselben ins Feld geführt, wenn er gegen Heymons behauptet: »Da alle bekannten myriopodenartigen Formen gegliederte Laufbeine haben, so ist für die Beurtheilung der Gliedmaßennatur der Tracheatengonapophysen die Gliederung derselben nicht nur nicht von untergeordneter Bedeutung (wie Heymons meint), sondern von allerhöchster Bedeutung, ganz abgesehen davon, dass schon das Wort Gliedmaße hier das Richtige anzeigt. Dass Gebilde, die in gar keiner Verwandtschaft mit den hier behandelten Organen stehen, wie die Schwanzfäden, gegliedert sein können, thut ja nichts zur Sache!« Nun mögen ja vielleicht die Schwanzfäden nichts zur Sache thun; andere Vorkommnisse jedoch mahnen zu großer Vorsicht bei der morphologischen Verwerthung der Gliederung abdominaler Anhänge. So besitzt beispielsweise die Larve von Sialis lutaria an allen Hinterleibssegmenten lange gegliederte Anhänge, die als Kiemen funktioniren und in die Muskeln und Tracheen hineinziehen; und doch können dieselben niemals als Abdominalgliedmaßen angesehen werden, da ihre durchaus laterale, ektostische, Stellung trotz der Gliederung eine Homologie mit den Thorakalbeinen unmöglich macht.

Auch bei Hymenopteren kommen gegliederte Gonapophysen vor.

So besitzen Crabroniden, Pompiliden und Heterogynen Stachelscheiden, die in ein basales und ein distales Stück gegliedert sind, eine Eigenthümlichkeit, die Verhoeff natürlich gleichfalls zu Gunsten der Extremitätennatur der Geschlechtsanhänge verwerthet. Vor der Hand fehlt jedoch hierfür noch jede positive Grundlage, da, so weit mir bekannt, keine einzige entwicklungsgeschichtliche Beobachtung existirt, die uns Aufschluss über den Zeitpunkt des Auftretens dieser Eigenthümlichkeit geben könnte.

Als weiteres Moment gegen die Extremitätennatur der Gonapophysen ist ihre Stellung am Segmente von Bedeutung. Schon Graber und E. Haase haben darauf hingewiesen, dass man die Ventralanhänge ihrer verschiedenen Stellung an den Bauchschuppen wegen nicht immer unter einander homologisiren dürfe. Nur diejenigen Anhänge können als den Thorakalbeinen homolog angesehen werden, die orthostich mit den wahren Extremitäten entstehen. Bei Apis treten nach Kahlenberg erst am vierten Tage des Larvenlebens die ersten Anlagen der Geschlechtsanhänge auf und zwar unmittelbar unter dem Ganglienknoten des elften resp. zwölften Segmentes, d. h. direkt neben der ventralen Medianlinie. Auch meine Schnittserien durch Larven von Rhodites rosae und Cynips quercus folii führen mich zu demselben Ergebnisse. Selbst wenn man die Verschmälerung der hinteren Körperpartie in Betracht zieht, stehen die Geschlechtsanhänge der Medianlinie immer noch näher wie die Brustbeine. Auch ein Blick auf die Abbildungen der Larven von Platygaster und Polynema in Ganin's Arbeit lehrt die durchaus entostiche Stellung der Gonapophysen.

Bei den Hymenopteren stehen also die Gonapophysen viel zu sehr entostich, um den wirklichen Extremitäten gleichwerthig sein zu können.

Als letztes und wichtigstes Argument gegen die Gliedmaßennatur der Gonapophysen macht sich der Zeitpunkt des ersten Auftretens derselben geltend. Korschelt-Heider, Heymons und Kulagin sehen hierin das bedeutendste Hindernis für eine Homologisirung der Gonapophysen mit den Extremitäten. Bütschli dagegen zweifelt nicht, dass die embryonalen Abdominalanhänge der letzten Segmente bei Apis in genetischer Beziehung zu den Geschlechtsanhängen stehen, trotzdem sie nach seiner eigenen Angabe schon gegen Ende der Embryonalzeit vollkommen zurückgebildet werden.

Die erste Anlage der Brustbeine gehört aber bei Apis der frühen

Embryonalzeit an, während die Geschlechtsanhänge erst bei einer vier Tage alten Larve angelegt werden.

Auch bei Platygaster bilden sich nach KULAGIN die Geschlechtsanhänge erst in späteren Stadien der Entwicklung, wenn der Darm schon entwickelt ist. Schlupfwespenlarven, die während ihres ganzen Lebens schmarotzen, durchlaufen nach demselben Autor zwei Stadien, eines im Ei und ein zweites außerhalb desselben; erst während der letzteren Periode bilden sich die Anhänge der Geschlechtsorgane; Larven, die aus dem Wirth ausschlüpfen, zeigen erst zu dieser Zeit die Anlage der Geschlechtsanhänge.

Alle diese Thatsachen lehren klar und deutlich, dass die erste Anlage der embryonalen Abdominalanhänge und der Gonapophysen auch bei Hymenopteren zwei verschiedenen Entwicklungsepochen angehört. Erstere sind rein embryonaler Natur und nur während des Eilebens nachweisbar; letztere werden erst im Larvenstadium angelegt. Und so lange nicht nachgewiesen werden kann, dass die eine Bildung in die andere übergeht, dürfte jeder Versuch einer Identificirung der Gonapophysen mit den embryonalen Abdominalanhängen resp. den Extremitäten als verfehlt zu bezeichnen sein. Das vollständige Verschwinden der Abdominalanhänge oder ihre anderweitige Verwendung gegen Ende der Embryonalzeit machen es vor der Hand weit wahrscheinlicher, dass die Geschlechtsanhänge durchaus selbständige Bildungen sind, die in keiner Beziehung zu den Extremitäten stehen. Dafür spricht auch die Thatsache, dass nach E. HAASE schon bei den niedrig stehenden Thysanuren homologe Geschlechtsanhänge auftreten. So wird bei Machilis, Lepisma und Lepismina die Legescheide aus vier Anhängen des achten und neunten Abdominalsegmentes gebildet.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. FLEISCHMANN, auf dessen Anregung hin und unter dessen Leitung und thatkräftiger Unterstützung die vorliegende Untersuchung im zoologischen Institute zu Erlangen ausgeführt wurde, auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen, ist mir eine angenehme Pflicht.

Erlangen, Februar 1899.

Verzeichnis der untersuchten Hymenopteren.

Apidae.

Apis mellifica.
Bombus spec.
Eucera longicornis.
Xylocopa violacea.
Sphecodes gibbus.
Chalicodoma muraria.
Anthidium manicatum.
Psithyrus vestalis.

Vespidae.

Vespa crabro.
» media.
» germanica.
» vulgaris.
Polistes gallicus.
Eumenes coarctata.
Odynerus parietum.

Crabronidae.

Crabro fossorius.
Trypoxylon figulus.
Bembex integra.
Mellinus arvensis.
Cerceris arenaria.
» 4-fasciata.
Sphex flavipennis.
Ammophila sabulosa.

Pompilidae.

Priocnemis spec.
Pompilus viaticus.
» 4-punctatus.

Heterogyna.

Sapyga 5-punctata.
Discolia 4-punctata.
Tiphia femorata.
Mutilla europaea.

Chrysidae.

Chrysis fulgida.
» lyncea.
Hedychrum nobile.

Formicidae.

Camponotus ligniperdus.
Lasius niger.
Atta cephalotes.

Terebrantia.

Ichneumon bucculentus.
Amblyteles amatorius.
Trogus lutorius.
Ephialtes tuberculatus.
» mesocentrus.
Pimpla instigator.
Cryptus viduatorius.
Tryphon rutilator.
Rhyssa persuasoria.
Anomalon cerinops.
Ophion luteus.
Paniscus testaceus.

Leucopsis dorsigera.
Smicra clavipes.
Phaganophora conica.
Torymus bedeguaris.

Cynips quercus folii.
Ibalia cultellator.

Cimbex variabilis.
Hylotoma pagana.
» ustulata.
Allantus spec.
Tenthredo spec.
Dolerus eglanteriae.

Sirex gigas.
Sirex juvencus.

Litteraturverzeichnis.

1. Swammerdam, Bibel der Natur. 1738.
2. Réaumur, Phys.-ökonomische Geschichte der Bienen. 1759.
3. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Berlin 1832.
4. Léon Dufour, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et Neuroptères. Mém. de l'acad. des sc. savants étrangers. 2e Série. T. VII. 1841.
5. Rathke, Zur Entwicklungsgeschichte der Maulwurfsgrille. Müller's Arch. für Anat. und Phys. 1844. p. 27.
6. Stein, Vergl. Anatomie und Physiologie der Insekten. I. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.

7a. Lacaze-Duthiers, Recherches sur l'armure génitale des Insectes. Annales des sc. natur. 3e Série. T. XII. 1849. T. XIV. 1850.

7b. Idem., Recherches sur l'armure génitale femelle des Insectes. Ibid. 3e Serie. T. XVII. 1852. T. XVIII. 1852. T. XIX. 1853.

8. Gerstaecker, Handbuch der Zoologie. II. p. 187. 1863.
9. Sollmann, Der Bienenstachel. Diese Zeitschr. XIII. 1863.
10. Fenger, Anatomie und Physiologie des Giftapparates bei den Hymenopteren. Troschel's Arch. für Naturgesch. 29. Jahrg. Theil V. 1863.
11. Ganin, Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insekten. Diese Zeitschr. XIX. p. 381. 1869.
12. Bütschli, Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Diese Zeitschr. XX. p. 537. 1870.
13. Ouljanin, Sitzungsber. der zool. Abth. der III. Vers. russ. Naturf. in Kiew. Diese Zeitschr. XXII. p. 289. 1872.
14. Kraepelin, Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und Entwicklungsgeschichte des Stachels der bienenartigen Thiere. Diese Zeitschr. XXIII. p. 289. 1873.
15. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1874.

16a. Dewitz, Vergleichende Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Stachels der Honigbiene und der grünen Heuschrecke. Dissertation. Königsberg 1874.

16b. Idem, Über Bau und Entwicklung des Stachels und der Legescheide einiger Hymenopteren und der grünen Heuschrecke. Diese Zeitschr. XXV p. 174. 1875.

16c. Idem, Über Bau und Entwicklung des Stachels der Ameisen. Diese Zeitschr. XXVIII. p. 527. 1878.

17. Ed. André, Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie. 1882—1896.
18. Holz, Anatomische Studie des Bienenstachels. Bienenzeitung. XXXIX. p. 194. 1888.

19a. Graber, Über Polypodie bei Insektenembryonen. Morph. Jahrb. XIII. p. 586. 1888.

19b. Idem, Über den Bau und die phylogenetische Bedeutung der embryonalen Bauchanhänge der Insekten. Biol. Centralbl. IX. p. 355. 1889.

19c. Idem, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 1890.

19d. GRABER, Über die morphologische Bedeutung der ventralen Abdominalanhänge der Insektenembryonen. Morph. Jahrb. XVII. p. 467. 1891.

20. CHOLODKOVSKY, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insekten. Diese Zeitschr. XLVIII. p. 89. 1889.

21. M. WHEELER, Über drüsenartige Gebilde im ersten Abdominalsegment der Hemipteren-Embryonen. Zool. Anz. XII. p. 500. 1889.

22. E. HAASE, Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morph. Jahrb. XV. p. 331. 1889.

23. KORSCHELT-HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. 1890.

24. CARLET, Mémoires sur le venin et l'aiguillon de l'Abeille. Ann. sc. nat. zool. 7e Série. T. IX. 1890.

25. NUSBAUM, Zur Embryologie des Meloe proscarabaeus. (Polnisch.) Kosmos, Lemberg 1891. Citirt nach KORSCHELT-HEIDER (23).

26. CARRIÈRE, Die Drüsen am ersten Hinterleibsringe der Insektenembryonen. Biol. Centralbl. XI. p. 110. 1891.

27. BEYER, Der Giftapparat von Formica rufa, ein reducirtes Organ. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXV. p. 26. 1891.

28. KAHLENBERG, Über die Entwicklung des Stachelapparates etc. bei der Honigbiene. Dissertation. Erlangen 1895.

29. PEYTOUREAU, Contribution à l'étude de la morphologie de l'armure génitale des Insectes. Paris 1895.

30. JAWOROWSKY, Die Entwicklung des Spinnapparates bei Trochosa singoriensis mit Berücksichtigung der Abdominalanhänge und der Flügel bei den Insekten. Jen. Zeitschr. für Naturw. XXX. p. 39. 1896.

31a. HEYMONS, Zur Morphologie der Abdominalanhänge der Insekten. Morph. Jahrb. XXIV. p. 178. 1896.

31b. Idem, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina. Diese Zeitschr. LXII. p. 581. 1897.

32. NIC. KULAGIN, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte von Platygaster. Diese Zeitschr. LXIII. p. 195. 1897.

33. VERHOEFF, Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden. Zool. Anz. XXI. p. 33. 1898.

34. CARRIÈRE-BÜRGER, Die Entwicklung der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Abhandl. der Kaiserl. Leop.-Carol. deutsch. Akad. der Naturf. LXIX, 2. p. 340. 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Die römischen Ziffern bezeichnen die Körpersegmente, *d*, Rückenschuppe, *v*, Bauchschuppe.

Buchstabenbezeichnung:

A, After;

At, Analtaster;

Cs, Chitinsaum;

db, dorsale Verbindung;

Ep, Epipygium;

F, Furcula;

Gg, Giftdrüsengang;
Is, Intersegmentalmembran;
L, Lamelle;
Lf, Lateralfortsatz;
Lm, Lateralmembran;
M, Membran;
N, tertiäre Verdickung der Körperhaut;
Op, oblonge Platte;
qu.P, quadratische Platte;
Rl, Randleiste;
Rw, Rinnenwulst;
S, Stachelscheide;
Sg, Stigma;
Sl, Seitenrandleiste;
Sr, Stachelrinne;
Srb, Schienenbogen;
Srf, Schienenbogenfortsatz;
Srk, Rinnenkolben;
St, Stechborste;
Stb, Stechborstenbogen;
Stf, Stechborstenbogenfortsatz;
Vh, Präsegmentalhöcker;
Vl, Präsegmentalleiste;
W, Winkel.

Tafel XVIII und XIX.

Fig. 1. Hylotoma pagana, Abdominalende. 25 : 1.

Fig. 2. Skizze des Abdomens von Vespa crabro. 3 : 1.

Fig. 3. Skizze des Abdomens von Atta cephalotes. 3 : 1.

Rechte Hälfte des Stachelapparates von:

Fig. 4. Ammophila sabulosa. 20 : 1.

Fig. 5. Vespa media. 30 : 1.

Fig. 6. Apis mellifica. 40 : 1.

Fig. 7. Stachelapparat von Atta cephalotes, Ventralansicht. 25 : 1.

Fig. 8. Apis mellifica, Bauchschuppen *VI—X*, rechte Hälfte. 10 : 1.

Fig. 9. Atta cephalotes, Bauchschuppen *VIII—X*, rechte Hälfte. 10 : 1.

Fig. 10. Linke Hälfte des Stachelapparates von Chrysis fulgida. 70 : 1.

Fig. 11. Bauchschuppen *VI—X* von Chrysis fulgida. 12 : 1.

Fig. 12. Oblonge Platte und Schienenbogenfortsatz von Bombus. 15 : 1.

Fig. 13. Präsegmentalhöcker der zehnten Bauchschuppe von Bombus. 15 : 1.

Fig. 14. Linker Lateralfortsatz der zehnten Bauchschuppe von Apis. 160 : 1.

Fig. 15. Winkel derselben Seite von Apis. 160 : 1.

Fig. 16. Oblonge Platte derselben Seite von Apis. 80 : 1. * und † bezeichnen homologe Partien in den Fig. 14—16.

Fig. 17. Beziehungen zwischen Gabelbein, Rinnenwulst und Stachelrinne. Längsschnitt. 40 : 1.

Fig. 18. Linke Hälfte der Rückenschuppen und quadratische Platte von Vespa crabro. 10 : 1.

Fig. 19. Rückenschuppen *VIII—X* von Chrysis fulgida. 12 : 1.

sammengebogen, eine vollständige dorsale Verbindung der quadratischen Platten (Fig. 5 *qu.P*) fehlt jedoch. Als letzter Rest einer einheitlichen dorsalen Brücke, wie sie Ammophila eigen ist, ist je ein vom hinteren Rande der quadratischen Platten dorsal ragender, langer, schmaler Fortsatz (Fig. 5 *db*) zu betrachten, der sich jederseits der Rückenschuppe des Aftersegmentes anlegt. Alle übrigen morphologischen Beziehungen bleiben die gleichen wie bei den Crabroniden. Die elfte Rückenschuppe und die quadratischen Platten sind durch die Intersegmentalmembran (Fig. 5 *Is*) verbunden; die postsegmentale Randpartie der quadratischen Platte deckt die dorsale der oblongen entsprechend der Verlagerung der letzten Rückenschuppe.

Ein erhöhtes Interesse beansprucht das Aftersegment von Vespa. Dasselbe ist sehr stark entwickelt (Fig. 5 *XIII*) und besteht aus einer deutlichen Bauch- und Rückenschuppe, die den After umsäumen. Eine nicht eingefaltete Intersegmentalmembran (Fig. 5 *Is*) zieht vom präsegmentalen Rande des Aftersegmentes zunächst dorsal an die Rudimente des Verbindungsbogens der quadratischen Platten (Fig. 5 *db*) und den postsegmentalen Rand der Platten selbst, um sich schließlich ventral zwischen den beiden Stachelscheiden (Fig. 5 *S*) an das hintere Ende der oblongen Platten anzusetzen.

Der Stachelapparat von Vespa fügt sich also den benachbarten Chitinstücken als vollwerthiges Glied des abdominalen Hautskelettes ein, trotzdem derselbe nicht mehr zu einem vollständigen Ringe geschlossen ist.

Apis mellifica.

(Fig. 6.)

Bei den Apiden sind auch die letzten Reste einer dorsalen Verbindung der quadratischen Platten verschwunden. In Folge dessen ist der ganze Stachelapparat dorsal nicht mehr zusammengebogen, sondern mehr in die Breite gelegt. Die morphologischen Beziehungen zum Hautskelette sind nur noch schwer zu erkennen.

Schon die elfte Rückenschuppe (Fig. 6 *XId*) ist bei der Honigbiene in zwei laterale Stücke zerfallen, die dorsal nur noch durch eine ganz schwache Membran zusammengehalten werden und den quadratischen Platten, locker mit ihnen verbunden, auflagern. Die quadratischen Platten aber sind zwei vollkommen von einander unabhängige Stücke (Fig. 6 *quP*). Trotz der zahlreichen Untersuchungen an der Honigbiene ist der morphologische Werth der quadratischen

Platte niemals erkannt worden, weil man sich zu einseitig auf die Biene beschränkte und die an den Terebrantiern und anderen Hymenopteren beobachteten Thatsachen nicht zum Vergleiche heranzog. Aus unserer vergleichenden Betrachtung ergiebt sich aber unzweifelhaft die Rückenschuppennatur der sekundär stark modificirten quadratischen Platte. Die entwicklungsgeschichtliche Forschung bestätigt diesen Befund. Nach KAHLENBERG gliedert sich der zwölfte Körperring, von dem die Stachelscheiden und Stachelrinne vorgewachsen sind, in je zwei laterale Stücke, von denen die beiden inneren die oblongen, die äußeren die quadratischen Platten bilden. Diese Gliederung des zwölften Körperringes ist nun ein Vorgang, der sich während der Subimaginalperiode der Biene auch an allen übrigen Segmenten abspielt, nämlich die Differenzirung der ursprünglich einheitlichen Chitinringe in Rücken- und Bauchschuppe. Hierfür sprechen auch die Beziehungen beider Platten zu einander, wie wir sie am fertigen Insekt beobachten können, wenn man die Verlagerung der letzten Rückenschuppen berücksichtigt. Auch bei Apis deckt die quadratische Platte nicht mit ihrem lateralen, sondern mit ihrem postsegmentalen Rande den dorsalen der oblongen Platte. Eine laterale Membran ist unter die quadratische Platte eingefaltet.

An der Hand der Entwicklungsgeschichte und des morphologischen Vergleiches ist es also auch bei Apis möglich nachzuweisen, dass trotz der Anpassung an specielle Bedürfnisse die dem Chitingürtel des Stachelrinnensegmentes entstammenden Stacheltheile die morphologischen Charaktere, wie sie allen Rücken- und Bauchschuppen zukommen, nicht verleugnen.

Die Afterschuppe ist bei Apis sehr schwach entwickelt, eben so bei Anthidium, Andrena, Bombus, Psithyrus, Chalicodoma, Eucera. Bei Xylocopa violacea beobachtete ich eine etwas stärkere Chitinisirung dieses Segmentes.

Atta cephalotes.

(Fig. 3 und 7.)

Während der Stachelapparat der bisher untersuchten Hymenopteren innerhalb einer Gruppe (Crabroniden, Vespiden oder Apiden) nur sehr geringfügigen Modifikationen unterworfen war, ist derselbe bei den einzelnen Arten der Formiciden sehr verschiedenartig gebaut. Zwar weist der Stachelapparat der Ameisen die gleichen Theile auf, wie bei den übrigen Hymenopteren, aber dieselben, besonders oblonge und quadratische Platte, sind meist stark modificirt, so dass wir dieselben gesondert behandeln müssen. Ich stelle daher die Ameisen an das Ende meiner vergleichenden Betrachtung.

Das kugelförmige Abdomen (Fig. 3) wird von den vier Chitinringen der Körpersegmente VII—X umschlossen, da die Segmente V und VI den Hinterleibsstiel bilden. Die letzten Rückenschuppen neigen sich so stark zur Bauchschuppenebene herunter, dass die zehnte Dorsalschuppe vollkommen senkrecht auf der entsprechenden Bauchschuppe steht (Fig. 3 *Xd*). Die kugelige Form des Abdomens beeinflusst auch die Anordnung der Stacheltheile. Hebt man nämlich die zehnte Rückenschuppe in die Höhe, so sieht man auf eine schwach nach außen gewölbte Membran (Fig. 7 *M*), die zwischen den breit aus einander gelegten Stacheltheilen ausgespannt ist. Diese Membran müssen wir als den Chitinmantel des Stachelrinnensegmentes betrachten. In derselben liegen die Theile des Stachelapparates in folgender Anordnung. Median ragen Stachelrinne (Fig. 7 *Sr*) und Stechborsten (Fig. 7 *St*) dorsal, im Gegensatz zu anderen Hymenopteren, bei denen die Rinne anal gerichtet ist. Lateral und dorsal wird die Membran begrenzt von den beiden quadratischen Platten (Fig. 7 *qu.P*), die jedoch nicht wie bei Apis, plattenförmig, sondern als starke Chitinstäbe entwickelt sind; dieselben sind durch einen dorsalen Bogen verbunden (Fig. 7 *db*) und werden theilweise von den Rudimenten der elften Rückenschuppe verdeckt. Ventral und median von den quadratischen Platten sind die oblongen Platten (Fig. 7 *op*) gleichfalls in Gestalt zweier Stäbe sichtbar. Noch mehr ventral verlaufen Schienen- und Stechborstenbögen (Fig. 7 *Srb* und *Stb*). Weitere morphologische Beziehungen sind zwischen den Stacheltheilen nicht nachweisbar. Trotz des fremdartigen Baues der einzelnen Stücke bleibt mithin die Zahl und Anordnung der Stacheltheile bei Atta die gleiche wie bei anderen Hymenopteren.

Ganz ähnlichen Verhältnissen begegnen wir nach BEYER bei Myrmica laevinodis und nach DEWITZ bei Typhlopone oraniensis. Der Stachelapparat dieser beiden Ameisen unterscheidet sich von Atta hauptsächlich durch die mehr plattenförmige Ausbildung der quadratischen Platten, die durch einen dorsalen Bogen in Zusammenhang stehen. Bei Lasius, Camponotus und Formica schwindet auch der dorsale Verbindungsbogen der quadratischen Platten, und der ganze Stachelapparat besteht aus einem System einzelner den Ausgang der Giftdrüse stützender Chitinstäbe, deren richtige Deutung manche Schwierigkeiten geboten hat.

Das Resultat der bisherigen Untersuchung ist folgendes. Bei allen Hymenopteren ist die Gliederung der Haut des zwölften Segmentes nach denselben Regeln erfolgt, die für das übrige abdominale Hautskelett Geltung haben. Die quadratischen Platten (Epipygium) sind der Rückenschuppe, die oblongen Platten sammt dem Rinnenwulst der Bauchschuppe des zwölften Segmentes homolog. Diese Gliederung ist jedoch nicht überall gleich deutlich zu erkennen. Die Terebrantier bieten die ursprünglichsten Verhältnisse dar, da die der Haut des zwölften Körperringes entstammenden Stacheltheile zu einem vollständigen Ringe geschlossen sind, der meist äußerlich sichtbar den übrigen abdominalen Chitinringen angereiht ist. Die quadratischen Platten sind als einheitliche Rückenschuppe (Epipygium) erhalten, deren Beziehungen zu den benachbarten Hautskelettelementen ohne Weiteres verständlich sind. Die Verhältnisse bei Cimbex leiten über zu den Aculeaten, bei denen der Stachelapparat sammt der elften Rückenschuppe in das Abdomen hineingezogen ist. Crabroniden, Pompiliden und Heterogynen stehen den Terebrantiern am nächsten, da der Chitingürtel des Stachelrinnensegmentes noch einen vollständigen Ring bildet, wenn auch die dorsale Partie desselben zu einem schwachen, die quadratischen Platten verbindenden Bogen reducirt ist. Bei den Vespiden ist zwar der ganze Stachelapparat dorsal noch zusammengebogen, aber der Chitingürtel ist in dieser Region unterbrochen. Der Stachelapparat der Apiden schließlich entbehrt jeglichen dorsalen Zusammenhanges und ist mehr in die Breite gelegt. Dass auch hier die Gliederung des zwölften Körperringes nach den für alle Abdominalsegmente gültigen Regeln erfolgte, konnte mit Hilfe der vergleichenden Untersuchung und der entwicklungsgeschichtlichen Befunde nachgewiesen werden. Bei den Formiciden gestattete uns nur noch die gleiche Zahl und Anordnung der Stacheltheile wie bei den übrigen Hymenopteren einen Rückschluss auf ihren morphologischen Werth.

2. Die feinere Skulptur des abdominalen Hautskelettes.

Nachdem wir im Allgemeinen nachgewiesen haben, dass der größere Theil des Stachelapparates sich aus mehr oder weniger stark modificirten Stücken des Chitinpanzers des vorletzten Abdominalsegmentes zusammensetzt, müssen wir die weitere Frage studiren, ob die am Aufbau des Stachels betheiligten Stücke des Hautskelettes auch Eigenthümlichkeiten der feineren Skulptur bewahrt haben, welche an den Panzerstücken voranliegender Körpersegmente vorhanden sind. Unter der feineren Skulptur verstehe ich sekundäre Verdickungen, welche während der Subimaginalzeit an den bis dahin gleichmäßig starken Chitingürteln der einzelnen Segmente auftreten.

Diese Versteifungen des Hautskelettes, die besonders als Leisten und Vorsprünge erkennbar sind, sind in den einzelnen Gruppen der Hymenopteren in sehr verschiedenem Grade entwickelt. Während bei Hylotoma z. B. die Chitinlage der einzelnen Segmente fast überall ziemlich gleichmäßig stark und nur am präsegmentalen Rande kaum merklich verdickt ist, weisen die Bauch- und Rückenschuppen anderer Terebrantier (Tenthredo, Rhyssa, Sirex) dagegen eine deutliche präsegmentale Randleiste auf, die schwache orale Fortsätze treibt. Bei den Aculeaten sind derartige Bildungen mächtig entfaltet, so dass intimere Beziehungen zwischen den abdominalen Hautskelettelementen und den Stacheltheilen nachweisbar sind. Den präsegmentalen Rand der Bauch- und Rückenschuppen zeichnet bei den Aculeaten stets eine kräftige Präsegmentalleiste (Fig. 8 *Vl*) aus, die jederseits einen starken Präsegmentalhöcker (Fig. 8 *Vh*) von wechselnder Gestalt entsendet, und sich auf den lateralen Rand als Seitenrandleiste (Fig. 8 *Sl*) fortsetzt, um hier nach meist kurzem Verlauf zu enden oder sich in manchen Fällen zu einem Lateralfortsatz (Fig. 8 *Lf*) zu verdicken.

Diese orientirenden Bemerkungen vorausgeschickt beginne ich mit der vergleichenden Schilderung meiner Befunde.

A. Die Bauchschuppen.

Apis mellifica.

(Fig. 8.)

Längs des präsegmentalen und lateralen Randes jeder Bauchschuppe zieht eine Leiste (Fig. 8 *Vl*), die besonders am Präsegmentalrande stark ausgeprägt ist und am vorderen Rande der Bauchschuppen ziemlich lateral einen kurzen, zahnartigen, nach vorn und medial gerichteten Präsegmentalhöcker (Fig. 8 *Vh*) besitzt. Von der lateral ziehenden Leiste (Fig. 8 *Sl*) springt ein längerer, nach hinten gekrümmter, ziemlich spitz auslaufender Zapfen vor, der lateral und dorsal gerichtet ist, der Lateralfortsatz (Fig. 8 *Lf*). Beide Zapfen dienen Muskeln zur Insertion.

Die ungefähr viereckige Form der Bauchschuppen der vorderen Abdominalsegmente (Fig. 8 *VIv*, *VIIv*) geht an den hinteren Segmenten dadurch in eine mehr abgerundete über, dass die beiden Höcker weiter aus einander rücken und die Verbindungsleiste zwischen denselben sich nach außen krümmt (Fig. 8 *VIIIv* etc.). Der Präsegmentalhöcker erscheint an den hinteren Segmenten kleiner, verliert mehr und mehr die einer phrygischen Mütze vergleichbare Gestalt und besteht an der zehnten Bauchschuppe (Fig. 8 *Xv*) nur noch als eine niedrige, halbmondförmige Chitinverdickung. Während der präsegmentale Rand der sechsten Bauchschuppe (Fig. 8 *VIv*, *Vl*) zwischen den beiden Höckern (Fig. 8 *Vh*) noch fast geradlinig zieht, buchtet sich der mediane Theil dieser Leiste an den folgenden Bauchschuppen mehr und mehr in die Schuppe hinein. Dadurch erhält die zehnte Bauchschuppe ein fast herzförmiges Aussehen (Fig. 8 *Xv*). Vergleicht man nun die zehnte Bauchschuppe mit dem Stachelapparat, so fällt unser Auge sofort auf die beiden Bogenpaare der Stechborsten und der Stachelrinne, die der präsegmentalen Randleiste der Bauchschuppen homolog erscheinen. Man braucht sich nur vorzustellen, dass die mediane Einbuchtung der Randleiste in die elfte und zwölfte Bauchschuppe noch weiter eindringt und eine schmale mediane Zone der Leiste nicht mehr entwickelt wird, so erscheint es begreiflich, dass die Bogentheile des Stachelapparates den Randleisten zweier Segmente entsprechen, und dass ihre beiden getrennten Schenkel mit den aus der medianen Zone der Bauchschuppen hervorwuchernden Stechborsten und Stachelrinne verwachsen seien.

Diese Deutung der Bögen des Stachelapparates als Präsegmentalleisten der elften und zwölften Bauchschuppe wird durch das Studium des Bauchschuppenreliefs anderer Hymenopteren bestätigt und ergänzt.

Vespa crabro.

Während bei Apis die Präsegmentalleiste an der zehnten Bauchschuppe median zwar stark eingebuchtet war, aber noch ununterbrochen und gleich stark zwischen den beiden Höckern verlief, ist an der gleichen Schuppe bei Vespa crabro die mediane Verbindung nicht mehr vollständig ausgebildet.

Der starken Präsegmentalleiste der sechsten Bauchschuppe sitzt oral eine breite Lamelle auf, welche jederseits in einen mächtigen Höcker übergeht, in den schwach entwickelte Zweige der Präsegmentalleiste hineinziehen. Der Seitenrand ist schwach chitinisirt und trägt im hinteren Drittel eine winzige zahnartige Verdickung. An den nächsten Bauchschuppen ist der Präsegmentalhöcker kleiner und schmäler; die Präsegmentallamelle schwindet besonders in ihrem medianen Theile. An der zehnten Bauchschuppe ist der Präsegmentalhöcker zwar noch stark entwickelt, aber schmäler als an allen vorhergehenden. Die Lamelle ist fast vollständig verschwunden und die Leiste nur in der dicht an den Höcker grenzenden Region entwickelt. In Folge dessen erscheinen diese Verhältnisse geeignet, die für Apis ausgesprochene Deutung zu ergänzen, in so fern als bei Vespa crabro die Präsegmentalleiste entsprechend dem getrennten Verlauf der beiderseitigen Stechborstenbögen schon an der letzten freien Bauchschuppe median nur noch schwach entwickelt ist.

Ganz analoge Beziehungen zwischen Stachelbögen und Präsegmentalleiste beobachten wir bei

Atta cephalotes.

(Fig. 9.)

An der Bauchschuppe des siebenten Segmentes sind Präsegmental- und Seitenrand stark verdickt. Von den Präsegmentalecken erhebt sich jederseits ein kräftiger zahnartiger Vorsprung, der Präsegmentalhöcker (Fig. 9 *Vh*). Die achte Bauchschuppe bildet einen Halbring mit annähernd parallelen Rändern (Fig. 9 *VIIIv*). Der stark chitinisirte Präsegmentalrand (Fig. 9 *Ve*) trägt einen breiten, sattelförmigen Präsegmentalhöcker (*Vh*) und setzt sich als rundlicher Grat (Fig. 9 *Sl*) auf den Seitenrand fort; der Seitenrand ist nur in der vorderen Partie stärker chitinisirt. Etwas hinter der Mitte desselben erhebt sich auf eine kurze Strecke ein niedriger, stark chitinisirter Grat. Die folgenden Bauchschuppen werden besonders in der Längsrichtung des Körpers schmäler, und ihre laterale Randpartie rundet sich nach hinten zu mehr und mehr ab. Die neunte Bauchschuppe (Fig. 9 *IXv*) weicht in ihren Formeigenthümlichkeiten nur in so weit von der achten ab, als zwischen den beiden Höckern (*Vh*), die niedrig geworden sind, die Präsegmentalleiste nicht mehr gerade, sondern median schwach eingebuchtet verläuft. Die zehnte Bauchschuppe ist besonders in ihrem medianen Bezirk sehr schmal geworden. Außerdem hat sich die Präsegmentalleiste median stark in die Bauchschuppe eingebuchtet und ist an dieser Stelle nur als ganz schwache Leiste nachweisbar. Die stärkeren lateralen Partien der Präsegmentalleiste ziehen von hier aus zunächst ziemlich gerade nach außen und vorn, um sich an den lateralen Ecken unter bogenförmiger Krümmung auf den Seitenrand fortzusetzen und hier nach kurzem Verlauf schroff und schwach verbreitert (Fig. 9 *) zu enden. Ganz homolog verläuft der Stechborstenbogen bei Atta (Fig. 7 *Stb*). Von der Stechborste (Fig. 7 *St*) geht unter stumpfem Winkel ein schlanker gerader Bogen aus, der schräg nach vorn und lateral zieht und sich erst im lateralen Bezirk leicht umbiegt, um sich am Ende zum Winkel zu verdicken (Fig. 7 *w*). Auch bei Myrmica laevinodis und Typhlopone oraniensis ist, nach den Abbildungen von BEYER und DEWITZ zu urtheilen, das gleiche Verhalten des Stechborstenbogens zu beobachten.

Interessant und für die morphologische Deutung der Bögen des Stachelapparates wichtig ist die Untersuchung der in Frage kommenden Bauchschuppenpartien von

Chrysis fulgida.

(Figg. 10 und 11.)

Bei den Chrysiden setzen sich bekanntlich an Stechborsten und Stachelrinne nicht wie bei Apis lateral divergirende, gekrümmte Bögen an, sondern dieselben verlaufen (Fig. 10 *Stb*, *Srb*) parallel mit einander und mit der Längsachse des Körpers gerade nach vorn. Ein ganz ähnliches Verhalten beobachten wir an der Präsegmentalleiste der Bauchschuppen (Fig. 11).

Die nahezu quadratische Form der sechsten Bauchschuppe (Fig. 11 *VIv*) geht an den folgenden Schuppen mehr und mehr in eine schmal-rechteckige über. An der sechsten Bauchschuppe ist die Präsegmentalleiste (*Vl*) median schwach in die Bauchschuppe eingesenkt und erhebt sich lateral zu je einem niedrigen Präsegmentalhöcker (*Vh*). Die präsegmentale Partie der siebenten Bauchschuppe zeigt einen tiefen, herzförmigen Einschnitt, der von der schmalen Präsegmentalleiste (*Vl*) begrenzt ist; der Höcker (*Vh*) ist etwas höher, wie an der vorhergehenden Schuppe, und spitzig. Median setzt sich die Präsegmentalleiste als ganz schwache Verdickung auf die Ränder eines die Bauchschuppe in zwei symmetrische Hälften theilenden Trennungsspaltes fort; dadurch zerfällt auch die Präsegmentalleiste in zwei Stücke. An der achten Bauchschuppe (Fig. 11 *VIIIv*) sind diese beiden Theilstücke weiter aus einander und dem lateralen Bauchschuppenrande näher gerückt. Schmale Partien der Segmentwandung setzen sich den beiden Leisten median und oral lamellenartig an. Ein eigentlicher Präsegmentalhöcker ist nicht mehr vorhanden. Die neunte Bauchschuppe (Fig. 11 *IXv*), welche um die Hälfte schmäler ist als die achte, trägt die Theilstücke der Präsegmentalleiste (*Vl*) als schwach gekrümmte Leisten, annähernd parallel mit einander nahe dem Seitenrande ziehend. Die median-orale Partie der zehnten Bauchschuppe (Fig. 11 *Xv*) ist bis auf geringe, den Theilstücken der Präsegmentalleiste anliegende Reste reducirt, so dass dieselben als schmale Stäbe frei über den oralen Bauchschuppenrand vorragen (Fig. 11 *Vl*). Die leicht gebogenen analen Enden der beiden Leisten sind einander median etwas näher gerückt. Denkt man sich nun, dass an der elften und zwölften Bauchschuppe die mediane Körperwand noch weiter reducirt wird, so müssen schließlich die beiden Präsegmentalstäbe vollkommen frei liegen, um als Stechborsten- und Schienenbögen mit den Geschlechtsanhängen zu verwachsen.

Der in engster Beziehung zur Präsegmentalleiste stehende Präsegmentalhöcker lässt sich auch an den Bögen des Stachelapparates vielfach deutlich nachweisen. Bei den meisten Aculeaten gehen nämlich die Bögen an ihren lateralen Enden nicht direkt in den Winkel, beziehungsweise den Stiel der oblongen Platte über, sondern verlängern sich über die Ansatzstelle des Winkels und der oblongen Platte hinaus lateral zu mehr oder minder deutlichen Fortsätzen, den Bogenfortsätzen (Fig. 12 *Srf*). Bei Apis, manchen Crabroniden und Pompiliden ist dieser Zapfen zwar vorhanden, aber wenig ausgebildet. Am Schienenbogen von Bombus ist derselbe jedoch sehr kräftig entwickelt (Fig. 12 *Srf*) und ragt als langer, leichtgebogener Fortsatz dorsal. Er muss seiner ganzen Lage nach dem Präsegmentalhöcker der Bauchschuppen (Fig. 13 *Vh*) homolog gesetzt werden. Der letztere steht nämlich bei Bombus an den präsegmentalen Ecken der annähernd viereckigen Bauchschuppen und ist durch einen nasenartig nach hinten gerichteten Fortsatz ausgezeichnet. An der zehnten Bauchschuppe (Fig. 13) ist der Höcker bedeutend schmäler aber länger und erhebt sich genau an der gleichen Stelle, an der sich am Schienenbogen (Fig. 12) der Bogenfortsatz erhebt, so dass wir in beiden homologe Bildungen erblicken müssen.

Wenn in anderen Fällen ein Bogenfortsatz nicht entwickelt ist, und der Stechborstenbogen, wie z. B. bei Chrysiden und Formiciden (Fig. 7 und 10), direkt in den Winkel übergeht; dann ist auch der Präsegmentalhöcker entweder an allen Bauchschuppen sehr schwach, wie bei den Chrysiden, oder er obliterirt schon an den letzten freien Bauchschuppen (Atta).

Der morphologische Vergleich, welcher die Deutung der Bogenpaare als Präsegmentalleisten der elften und zwölften Bauchschuppe unzweifelhaft sicherstellt, ergänzt und bestätigt so die entwicklungsgeschichtlichen Resultate und beseitigt zugleich die bis jetzt bestehenden Widersprüche. KRAEPELIN lässt zwar die beiden Bogenpaare aus einer Verdickung am Vorderrande der zwölften Bauchschuppe hervorgehen, aber schon DEWITZ und KAHLENBERG wiesen nach, dass diese Partien in zwei verschiedenen Bauchschuppen entstehen. Während DEWITZ beide Bögen aus den Anhängen hervorwachsen lässt, beobachtete KAHLENBERG, dass die Schienenbögen als bogenförmige Verdickungen der Körperwand am Präsegmentalrande der zwölften Bauchschuppe angelegt werden. Die Stechborstenbögen betrachtet KAHLENBERG allerdings als die oralen Theile der Stechborsten, wenn er sagt, dass diese Partie, lateral gebogen, als künftige Borstenschenkel charakterisirt sei. Ich habe aus KAHLENBERG's Präparaten jedoch diesen Eindruck nicht gewinnen können.

Die vergleichende Betrachtung der Präsegmentalleiste und der Bogenpaare des Stachelapparates lässt uns in beiden homologe Bildungen erkennen und zwar entspricht der Stechborstenbogen der Präsegmentalleiste der elften und der Schienenbogen derjenigen der zwölften Bauchschuppe. Von der elften Bauchschuppe bleibt fast nur die Präsegmentalleiste erhalten und der übrige Theil der Schuppe wird nicht chitinisirt, am zwölften Segmente setzen sich noch Theile der schwächeren Bauchschuppenwandung dem Schienenbogen an. Gemäß dem allgemeinen Gesetze, dass jede vorhergehende Bauchschuppe die nächstfolgende deckt, lagern die Bögen der Stechborsten, d. h. die Präsegmentalleiste des elften Segmentes den Schienenbögen, d. h. der Präsegmentalleiste des zwölften Segmentes ventral auf.

Auch der Lateralfortsatz der Bauchschuppen steht in Beziehung zum Stachelapparat.

Apis mellifica.

(Fig. 8.)

An der sechsten Bauchschuppe (*VIv*) steht der Lateralfortsatz (*Lf*) mit dem Präsegmentalhöcker (*Vh*) in ungefähr gleichem Niveau, so dass der Anschein erweckt wird, als bilde er die Fortsetzung der Präsegmentalleiste (*Vl*), aber an allen übrigen Bauchschuppen ist er mehr lateral gerückt, indem die Verbindungsleiste zwischen beiden Fortsätzen sich mehr in die Länge streckt. Die vorderen Ecken der Bauchschuppen runden sich allmählich ab und gleichzeitig krümmt sich der laterale Zapfen so stark nach hinten, dass er an der zehnten Bauchschuppe der lateralen Chitinleiste fest anliegt und mit ihr bis auf die äußerste Spitze verwächst (Fig. 8 *Xv*).

Betrachtet man den Lateralfortsatz der zehnten Bauchschuppe bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 14) und vergleicht damit das Bild des Winkels derselben Seite (Fig. 15), so fällt die eminente Ähnlichkeit beider in die Augen. Längs des lateralen Randes der zehnten Bauchschuppe zieht eine starke, dunkelgefärbte Randleiste (Fig. 14 *Rl*), sie verjüngt sich (Fig. 14 †) gegen die Ansatzstelle des Lateralfortsatzes (Fig. 14 *Lf*), sich schwach gegen denselben krümmend, um dann weiter nach vorn ziehend rasch spitz zu enden (Fig. 14*). Ein vom Präsegmentalrande ausgehender, breiter, aber minder starker Saum (Fig. 14 *Cs*) legt sich außen der Randleiste an, verbreitert sich nach hinten zu allmählich und endet an der Stelle, wo sich die starke, dunkelgefärbte Seitenrandleiste (*Rl*) unter Verjüngung (†) nach außen krümmt, in einem rückwärts gerichteten Zapfen (Fig. 14 *Lf*), der durch eine schwächere, annähernd halbmondförmige Chitinmembran (Fig. 14 *M*) mit der starken Randleiste (*Rl*) verbunden ist. Alle diese Einzelheiten sind auch dem Winkel aufgeprägt (Fig. 15). Die bogenförmige Krümmung (Fig. 15 †) der hinteren starken Randleiste erkennen wir in dem mit † bezeichneten Wulst. Von demselben zieht in genau der gleichen Weise, wie an der zehnten Bauchschuppe eine schwache Chitinleiste (Fig. 15*) nach vorn, um sich nach dem Stechborstenbogen hin zu verlieren. Vom Stechborstenbogen geht wie an der zehnten Bauchschuppe, eine breite Chitinlamelle (Fig. 15 *Cs*) aus, die in der Gegend der bogenförmigen Leiste (†) sich zum äußeren Zapfen des Winkels (*Lf*) verdickt, der mit der Bogenleiste (†) durch eine starke Membran (*M*) verbunden ist.

Lateralfortsatz und Winkel sind mithin bei Apis homologe Bildungen und morphologisch nichts weiter als einfache Verdickungen der Seitenrandleiste mit dem gemeinsamen physiologischen Zwecke, Muskeln zur Insertion zu dienen.

Dieses Resultat bestätigt und erweitert die embryologischen Befunde. Nach den Untersuchungen von Kraepelin, Dewitz (?) und Beyer entsteht der Winkel am lateralen Rande der elften Bauchschuppe. Kahlenberg beobachtete, dass sich das hintere Ende des Stechborstenbogens zum Winkel verdickt. Aber während die Entwicklungsgeschichte den Eindruck erweckt, als wäre der Winkel eine Neubildung des elften Segmentes, lehrt die morphologische Betrachtung, dass wir bei Apis in demselben nur eine Formeigenthümlichkeit zu erblicken haben, die in gleicher Weise allen vorhergehenden Bauchschuppen zukommend, in diesem Segmente besonders stark entwickelt wird, nämlich den Lateralfortsatz.

Bei anderen Hymenopteren sind die morphologischen Beziehungen des Winkels zum Lateralfortsatz weniger deutlich, weil der letztere meist zu schwach entwickelt ist, um eine so eingehende Vergleichung wie bei Apis zu gestatten.

Vespa crabro.

An der zehnten Bauchschuppe hat sich die Präsegmentalleiste etwa unter rechtwinkliger Knickung auf das vordere Drittel des Seitenrandes fortgesetzt und ist hier im Gegensatz zu den vorhergehenden Bauchschuppen stark verdickt. Diese Seitenrandleiste erhebt sich an ihrem hinteren Ende zu einem schwachen Fortsatz, der dem Lateralfortsatz der zehnten Bauchschuppe bei Apis entspricht.

Der Winkel spiegelt diese wenig plastisch ausgeprägten Verhältnisse der zehnten Bauchschuppe getreu wieder, indem er einen längeren Stamm erkennen lässt, der sich am hinteren Ende verbreitert und verdickt und zwei kurze Fortsätze treibt, die mit der oblongen und quadratischen Platte artikuliren. Der Winkel ist mit dem Stechborstenbogen seiner Herkunft gemäß verbunden und von demselben rechtwinklig abgesetzt. Der winzige Lateralfortsatz der zehnten Bauchschuppe, die Stelle bezeichnend, wo sich die Seitenrandleiste zur hinteren Winkelpartie verdickt, entspricht dem dorsalen Fuß des Winkels. Der unpaare Stamm des Winkels ist der verdickten Seitenrandleiste homolog, die sich eben so wie der Winkel vom Stechborstenbogen, von der Präsegmentalleiste rechtwinklig absetzt.

Während bei Vespa crabro, wie überhaupt bei den meisten Hymenopteren, der Winkel deutlich und rechtwinklig vom Stechborstenbogen abgesetzt ist, und der letztere stets mit einem mehr oder weniger kräftigen Bogenfortsatz den Winkel überragt, geht bei Chrysiden und Formiciden der Bogen unter schwacher Krümmung direkt in den Winkel über (Figg. 7 und 10). In diesen Fällen setzt sich auch die Präsegmentalleiste nicht unter rechtwinkliger Knickung, sondern bogenförmig auf den Seitenrand fort, um hier, wie dies die zehnte Bauchschuppe von Atta (Fig. 9 *Xv*) sehr schön veranschaulicht, nach kurzem Verlaufe schroff und schwach verbreitert zu enden. Man braucht sich nur vorzustellen, dass an der elften Bauchschuppe das Ende der Seitenrandleiste noch stärker verdickt wird, während die schwächer chitinisirte Bauchschuppenwandung obliterirt, so steht der Vergleichung des Winkels mit jener Partie nichts im Wege.

Von der elften Bauchschuppe bleibt also nur die Präsegmental- und Seitenrandleiste sammt deren Höckern und Fortsätzen erhalten, die zweckmäßig modificirt als Stechborstenbogen und Winkel an den Stachelapparat herantreten.

Wenden wir uns jetzt zur zwölften Bauchschuppe, so ist zunächst die Stachelrinne als ventraler Anhang außer Acht zu lassen und nur die übrigen in der Bauchwand liegenden Theile, oblonge Platten, Schienenbögen, Rinnenwulst und Gabelbein in Betracht zu ziehen. Da von diesen die Schienenbögen schon als Präsegmentalleiste der zwölften Bauchschuppe gedeutet wurden, bespreche ich sogleich die morphologische Vergleichung der lateralen Bauchschuppenpartie und der oblongen Platte.

Apis mellifica.

Während der größere Theil der elften Bauchschuppe zu Grunde geht und nur der Lateralfortsatz als Winkel mächtig entfaltet wird, ist an der zwölften Bauchschuppe das Umgekehrte der Fall. Nur der an die vordere Partie der Seitenrandleiste grenzende Bezirk der Bauchschuppe wird reducirt, so dass die laterale Leiste als schmaler »Stiel der oblongen Platte« dem unpaaren Stamm des Winkels homolog erscheint (Fig. 16). Der übrige Theil der lateralen Fläche wird zur oblongen Platte umgebildet, die ihre eigenthümliche Gestalt hauptsächlich durch die laterale Randleiste der zwölften Bauchschuppe erhält. Eine von hinten kommende Randleiste (Fig. 16 *Rl*) zieht an der oblongen Platte in ihrer ganzen Ausdehnung nach vorn bis zu der Stelle, wo beim Winkel die von vorn kommende äußere Lamelle (Fig. 15 *Cs*) sich in den dorsalen Zapfen (*Lf*) verlängert. Dieser Zapfen ist auch an der oblongen Platte vorhanden, aber nicht so deutlich ausgeprägt, wie am Winkel (Figg. 15 u. 16 *Lf*), eben so ist die Lamelle stark reducirt (Fig. 16 *Cs*) und liegt als schmaler Streif dem Plattenstiel (Fig. 16 *) an.

Als Neubildung tritt in der oblongen Platte eine verdickte Chitinleiste (Fig. 16 *N*) auf, die bogenförmig vom hinteren Ende der Platte bis zum Lateralfortsatz (Fig. 16 *Lf*) verläuft.

Ganz ähnlich sind die oblongen Platten der meisten anderen Hymenopteren gebaut. Bei Bombus (Fig. 13 *Lf*) endet nur an der zehnten Bauchschuppe die Seitenrandleiste in einem kurzen, nach vorn gerichteten, Lateralfortsatz (*Lf*). Auch an der oblongen Platte ist der entsprechende Fortsatz in derselben Weise gekrümmt (Fig. 12 *Lf*). Die große oblonge Platte von Vespa crabro ist durch einen langen kräftigen Stiel mit dem Schienenbogen verbunden. Dieser Stiel entspricht wie bei Apis dem vorderen Theile der Seitenrandleiste und ist somit auch dem Stamm des Winkels homolog. Der Schienenbogen verlängert sich eben so wie der Stechborstenbogen über die Ansatzstelle des Stiels der oblongen Platte hinaus in einen nach hinten gerichteten Fortsatz.

Während bei Apiden, Vespiden, Crabroniden und Pompiliden an einer schmalen Zone zwischen Schienenbogen und oblonger Platte die Chitinablagerung unterbleibt, so dass der orale Rand der oblongen Platte nicht direkt an den präsegmentalen Schienenbogen stößt und mit demselben nur durch den von der Seitenrandleiste gebildeten schmalen Stiel in Verbindung steht, ist bei Formiciden und Terebrantiern die Scheidung der beiden ein und demselben Segmente zugehörigen Theile nicht vollzogen, da die oblongen Platten in ihrer ganzen Breite mit dem Schienenbogen verwachsen sind. Eine in geringerem Grade ausgesprochene Trennung dieser Partien bemerken wir schon bei Heterogynen und Chrysiden (Fig. 10). Bei denselben ist das laterale Ende des Schienenbogens stark verbreitert: diese Partie besitzt die Form eines Dreiecks, an dessen anale Spitze sich die oblonge Platte direkt ansetzt, so dass ein längerer Stiel nicht mehr ausgebildet ist. In diesen Fällen ist offenbar nicht allein die Seitenrandleiste, sondern auch die an den oralen Theil derselben und die Präsegmentalleiste angrenzende Bauchschuppenwandung noch erhalten. Am vollständigsten ist, wie schon angedeutet wurde, die laterale Partie der zwölften Bauchschuppe bei manchen Formiciden und Terebrantiern nachweisbar, da bei denselben die ganze seitliche Wand der zwölften Bauchschuppe dem Stachelapparate angegliedert ist, ohne dass ein Stiel der oblongen Platte differenzirt wurde. Sehr deutlich erkennen wir diese Verhältnisse am Stachelapparate von Atta cephalotes (Fig. 7). Die eigentliche oblonge Platte besteht hier aus einer starken Spange, die als laterale und postsegmentale Randverdickung der zwölften Bauchschuppe aufzufassen (Fig. 7 *Op*) ist. Diese und den präsegmentalen Schienenbogen verbindet die schwächere Bauchschuppenwandung. Auch bei Typhlopone oraniensis schildert DEWITZ den untrennbaren Zusammenhang von Schienenbogen und oblonger Platte.

Da schon bei der Schilderung der Gliederung des Stachelapparates von Apis darauf hingewiesen wurde, dass die Deutung der oblongen Platte als laterale Zone der zwölften Bauchschuppe durchaus mit den Resultaten der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen in Einklang steht, wende ich mich zur Schilderung der übrigen zur zwölften Bauchschuppe gehörenden Stacheltheile.

Die mediane Zone der zwölften Bauchschuppe ist schon oben (p. 299) in ihrer Umbildung zum Rinnenwulste gewürdigt worden.

Einer etwas eingehenderen Besprechung bedarf dagegen das Gabelbein. Dasselbe tritt als eine Zone stärkerer Chitinablagerung in der vorderen medianen Partie des Rinnenwulstes auf und ist entgegen den Angaben von KRAEPELIN und BEYER, die dasselbe zum elften Segment rechnen, als zur zwölften Bauchschuppe gehörig zu betrachten. Gehörte dasselbe nämlich zur elften Bauchschuppe, so müsste es unbedingt zwischen den beiden Stechborsten ventral von der Stachelrinne liegen. Thatsächlich liegt es aber dorsal von derselben. Es kann also nur der zwölften Bauchschuppe entstammen, zumal auch der Rinnenwulst, mit dem das Gabelbein verwachsen ist, dorsal von der Stachelrinne sich zwischen den oblongen Platten ausspannt. Auch entwicklungsgeschichtlich lässt sich die Zugehörigkeit des Gabelbeins zum Hautskelett des zwölften Segmentes leicht nachweisen. Auf medianen Längsschnitten durch das Abdomen von Apis sieht man während der Subimaginalzeit sehr deutlich, dass sich die an das orale Ende der Stachelrinne angrenzende Partie der Segmenthaut (Fig. 17 *F*) dorsal und anal tütenförmig unter Verdickung eingesenkt hat und dass in dieser Einsenkung das Gabelbein entsteht. Das Gabelbein ist mithin eine einfache Verdickung der vorderen medianen Partie des Rinnenwulstes, die nur am zwölften Segmente auftritt und dem Ansatz von Muskeln dient. Für diese Auffassung spricht auch die Thatsache, dass die Entwicklung des Gabelbeins in den einzelnen Hymenopterengruppen großen Schwankungen unterworfen ist; bei den Terebrantiern fehlt dasselbe sogar vollständig.

B. Die Rückenschuppen.

Das Relief der Rückenschuppen bietet wenig Bemerkenswerthes. Nur die Präsegmentalleiste und die für die Rückenschuppen charakteristischen Stigmen bedürfen einer etwas eingehenderen Schilderung.

Die Präsegmentalleiste ist in den einzelnen Gruppen der Hymenopteren mehr oder weniger stark entwickelt und entsendet lateral vielfach je einen Präsegmentalhöcker.

An den Rückenschuppen der Terebrantier sind sekundäre Wandverdickungen eben so wenig deutlich entwickelt wie an den Bauchschuppen. Das Epipygium, das im Allgemeinen stärker chitinisirt ist, wie die vorhergehenden Hautskelettelemente, schließt bei der Mehrzahl der Terebrantier sich in seiner Form den übrigen Rückenschuppen so eng an und wurde in seiner morphologischen Bedeutung schon oben so eingehend gewürdigt, dass jede weitere Besprechung überflüssig ist.

Bei sämmtlichen Aculeaten erleidet die zwölfte Rückenschuppe mehr oder weniger tiefgreifende Modifikationen, besonders dadurch, dass der größere Theil der ursprünglichen zwölften Rückenschuppe obliterirt. Schon bei Cimbex kann man beobachten, dass das Epipygium aus zwei größeren lateralen Platten gebildet wird, die im Gegensatz zu anderen Terebrantiern nur durch einen stark verdickten, breiten, dorsalen Bogen verbunden sind. In ganz ähnlicher Weise werden auch die quadratischen Platten der Crabroniden, Pompiliden und Heterogynen durch einen, wenn auch schwächeren, Chitinbogen dorsal zusammengehalten. Den quadratischen Platten der Vespiden fehlt ein kontinuirlicher dorsaler Verbindungsbogen; zwei vom analen Rande der Platten ausgehende Chitinfortsätze habe ich oben als Reste des dorsalen Bogens angesprochen.

Es entsteht nun die Frage, ob diese dorsale Chitinbrücke eine der zwölften Rückenschuppe eigene Neubildung oder der Präsegmentalleiste der vorhergehenden Rückenschuppen zu vergleichen ist. Dass das Letztere der Fall ist, lässt sich selbst für die beträchtlich modificirten quadratischen Platten der Vespiden durch eine sorgfältige Vergleichung mit den übrigen Rückenschuppen nachweisen.

Vespa crabro.

(Fig. 18.)

Die Rückenschuppen *VI—X* sind übereinstimmend geformt. Jede derselben trägt ein laterales Stigma (*Sg*) und ist durch eine starke gerade Präsegmentalleiste (*Vl*) ausgezeichnet, der wie bei den Bauchschuppen eine breite Lamellle (*L*) aufsitzt, die sich lateral zu je einem großen Präsegmentalhöcker (*Vh*) von annähernd dreieckiger Form erhebt. An der zehnten Rückenschuppe macht sich eine allgemeine Reduktion geltend. Die Präsegmentalleiste obliterirt in der Höckergegend; dieser selbst und die Lamelle werden kleiner. An der elften Rückenschuppe der Vespiden ist die Reduktion noch weiter geschritten, während dieselbe bei Crabroniden, Pompiliden und Heterogynen meist vollständig erhalten ist; die Lamelle ist verschwunden; vom Präsegmentalhöcker ist nur noch eine winzige Spitze vorhanden. Die Präsegmentalleiste ist dagegen noch sehr stark, während die ganze mediane Partie der Rückenschuppe bis an die Präsegmentalleiste reducirt ist, so dass die elfte Rückenschuppe aus zwei lateralen Stücken besteht, die durch einen starken dorsalen Bogen verbunden sind (Fig. 18 *db*). Jedes Stück trägt ein Stigma. Seitlich vom Stigma tritt in jeder Platte als neues Gebilde eine Hautverdickung auf, die als starke Chitinleiste (Fig. 18 *N*) vom vorderen lateralen zur Mitte des hinteren Randes verläuft. Die Form der lateralen Stücke der elften Rückenschuppe entspricht genau der lateralen Partie der zehnten Rückenschuppe (*Xd*). Wenden wir uns jetzt der quadratischen Platte (Fig. 18 *XIId*) zu, so fällt zunächst die eminente Formähnlichkeit mit der elften Rückenschuppe auf. Bei beiden ist der laterale Rand in der Mitte in gleicher Weise leicht eingebuchtet, während der hintere Rand stark nach außen gebogen verläuft. Schon diese geringfügigen

Formeigenthümlichkeiten charakterisiren die quadratischen Platten als Endglied einer Reihe von Umbildungen, denen die einzelnen Rückenschuppen unterworfen sind. Betrachtet man die seitliche Partie der neunten Rückenschuppe (Fig. 18 *IXd*), so sieht man, dass die annähernd dreieckige Form derselben an der zehnten (*Xd*) in eine mehr viereckige übergeht, um sich an der elften und zwölften mehr und mehr abzurunden. Noch schärfer tritt diese Stellung der quadratischen Platte in andern Eigenthümlichkeiten hervor. Während nämlich bei sämmtlichen Crabroniden, Pompiliden und Heterogynen die durch den dorsalen Verbindungsbogen repräsentirte Präsegmentalleiste der elften Rückenschuppe auch an den quadratischen Platten noch als kontinuirlicher Bogen die seitlichen Partien verbindet, finden sich bei Vespa crabro an der entsprechenden Stelle nur zwei laterale Fortsätze (Fig. 18 *XIId*, *db*), die über das Aftersegment (XIII in Fig. 5) herübergreifen. Die an die Präsegmentalleiste grenzende, annähernd dreieckige, Randzone der quadratischen Platte (Fig. 18 *XIId*) ist median umgebogen und bildet so eine lateral offene Rinne. Diese umgeschlagene Partie erhebt sich oral zu einem als Gelenkhöcker für den Winkel dienenden kleinen Fortsatz, der unzweifelhaft dem Präsegmentalhöcker der übrigen Dorsalschuppen entspricht.

Während bei der Mehrzahl der Aculeaten die quadratischen Platten als breite Stücke dem Stachelapparate angefügt werden, sind dieselben bei den Chrysiden und manchen Ameisen in Gestalt zweier langer Chitinstäbe entwickelt. Dass diese Stäbe nichts Anderes vorstellen als die Präsegmentalleiste der zwölften Rückenschuppe, lehrt in demonstrativer Weise die morphologische Vergleichung der Rückenschuppen von

Chrysis fulgida.

(Fig. 19.)

Die achte Rückenschuppe (*VIIId*) ist stark ventral gewölbt, ihr präsegmentaler Rand tief herzförmig ausgeschnitten und stark verdickt (*Vl*). Von der Mitte der Präsegmentalleiste geht median eine starke Wandverdickung aus, die anal etwa bis zur Mitte der Rückenschuppe reicht. Die neunte Rückenschuppe ist mehr in die Länge gestreckt; ihre präsegmentale Randleiste (*Vl*) ist tiefer in die Rückenschuppe eingesenkt und an den oralen Enden leicht verdickt, während die lateralen Hautpartien membranös geworden sind. Die mediane Wandverdickung erstreckt sich, wenn auch nur schwach chitinisirt, bis an den analen Rand der Schuppe. Die vordere Partie der zehnten Rückenschuppe (*Xd*) ist noch schmäler; die Präsegmentalleiste hat sich anal tief eingesenkt und setzt sich median als stark chitinisirte unpaare Wandverdickung nach hinten fort, um vor dem postsegmentalen (analen) Rande mit zwei kurzen Gabelästen zu enden. Nur die anale Partie der zehnten Rückenschuppe ist noch etwas stärker chitinisirt. An der elften Rückenschuppe (*XId*) ist die schwächere präsegmentale (orale) Wandung obliterirt, so dass diese Rückenschuppe die Form eines Spatens mit gegabeltem Stiel erhält. Die Präsegmentalleiste (*Vl*) ist bis auf einen kurzen unpaaren Stamm oral und anal in zwei unter spitzen Winkeln konvergirende Stäbe zerfallen. Die quadratischen Platten (Fig. 10 *qu.P*) sind das Endglied dieser Umbildungsreihe, da an derselben die Präsegmentalleiste vollständig in zwei Stäbe (*qu.P*) gespalten ist, die durch Reste der schwächeren Rückenschuppenwandung zusammengehalten werden (Fig. 10 *db*).

Wenn wir die verschiedenen Formen zusammenstellen, in denen uns die zwölfte Rückenschuppe der Larve am Imago begegnet, so kann es nicht entgehen, dass dieselbe besonders bei den Aculeaten einer weitgehenden, in den einzelnen Gruppen graduell verschiedenen, Reduktion unterworfen ist, der selbst die verdickte Präsegmentalleiste nicht Stand zu halten vermag. Das einheitliche Epipygium der Terebrantier steht den echten Rückenschuppen am nächsten. An Stelle desselben beobachten wir bei den meisten Aculeaten zwei quadratische Platten, welche durch die Präsegmentalleiste dorsal zusammengehalten werden. Während nun bei Vespiden und Apiden die quadratischen Platten nur in so fern modificirt werden, als bei ersteren der mediane Theil der Präsegmentalleiste theilweise, bei letzteren vollständig obliterirt, wird bei den Chrysiden und manchen Formiciden die ganze Rückenschuppenwandung bis an die Präsegmentalleiste, ja im extremsten Falle sogar diese selbst bis auf je ein laterales Stück reducirt.

Da für die meisten Rückenschuppen je ein Stigmenpaar charakteristisch ist, würde meine morphologische Deutung der quadratischen Platten an Sicherheit gewinnen, wenn auch an diesen Stigmen nachzuweisen wären. Über das Vorhandensein eines solchen sind verschiedentlich Angaben gemacht worden. So beschreibt Dewitz (16b) die quadratischen Platten von Typhlopone oraniensis folgendermaßen: »Seitlich von den Scheiden liegt eine große Chitinplatte mit einem großen Stigma am Hinterrande. In natürlicher Lage nimmt dieselbe

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten.

Von

Dr. R. Wolfg. Hoffmann.

Mit Tafel XX—XXI und 5 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Entwicklung des Darmtractus.

Die Gründe, welche mich veranlassten die Genese des Oligochätendarmes eingehend zu studiren, waren mannigfaltiger Art. Zunächst bietet schon die Homologisirung der einzelnen Darmabschnitte mit denjenigen anderer Anneliden gewisse Schwierigkeiten. Während nämlich bis jetzt bei allen übrigen Anneliden für Ösophagus und Pharynx eine ektodermale Herkunft nachgewiesen worden war, sollte bei den Oligochäten der Pharynx aus dem Ektoderm, der Ösophagus aus dem Entoderm herzuleiten sein[1]. Vejdovský, der den eben erwähnten Befunden älterer und jüngerer Forscher Anfangs zustimmte, kommt indessen am Ende seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bei Rhynchelmis zur Überzeugung, dass auch der Pharynx entodermaler Natur sei, und dass das Stomodäum nur einen ganz geringfügigen Abschnitt des Verdauungstractus darstelle. Er hält es überdies für wahrscheinlich, dass sich dieselben Verhältnisse auch bei den Lumbriciden auffinden lassen, sofern die Anfänge der Pharynxbildung in jüngeren Stadien wie bisher gesucht werden, »wo sich das angeschwollene Archenteron von vorn nach hinten zu verengen beginnt«.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, dass die vorliegenden Untersuchungen vielleicht auch von einigem Interesse in Bezug auf die jetzt so modernen Versuche über Regeneration sind. Gerade die Oligochäten bieten hierfür höchst geeignete Objekte. Dem zufolge existirt schon eine ganze Reihe Untersuchungen über die Art und Weise, wie sich hier der Darm regenerirt. Zum großen Theil beziehen sich dieselben auf Lumbriciden (KORSCHELT, RIEVEL, MICHEL, HESCHELER). Die Frage ob und wie weit ontogenetische Vorgänge sich mit Regenerationserscheinungen homologisiren lassen, wird in diesen Arbeiten stets von Neuem erörtert. Da solche Vergleiche natürlich nur dann einen Werth haben, wenn die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge des betreffenden Objektes gewissenhaft erforscht sind, so hoffe ich, dass meine Untersuchungen auch für solche Arbeiten einigen Werth haben.

---

[1] Auf die Art und Weise, wie Eisig es versucht, basirend auf seinen Befunden bei Capitelliden, die Verhältnisse der Oligochäten mit denjenigen der übrigen Anneliden in Einklang zu bringen, werde ich später zu reden kommen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. KORSCHELT, für mannigfaltige Anregungen und Rathschläge, sowie für das lebhafte Interesse, das er meinen Untersuchungen stets entgegenbrachte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Gemäß den Andeutungen, die VEJDOVSKÝ in seinen »Entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen« macht, verfolgte ich die Darmbildung schon von frühen Stadien aus, wenngleich ich auch die ersten Furchungsvorgänge unberücksichtigt ließ. Ersteres schien mir auch desshalb besonders wünschenswerth, weil gerade die Bildung der frühen Larvenstadien von den Autoren nicht einheitlich geschildert werden.

Meine Untersuchungen wurden hauptsächlich an *Allolobophora putris* Hoffm. vorgenommen, jener Form, die auch VEJDOVSKÝ für seine Studien an *Lumbriciden* vornehmlich benutzt hat. Es ist ein kleiner Wurm von röthlicher Färbung, der mit Vorliebe solche Orte aufsucht, an welchem übelriechende, verwesende Stoffe in größerer Menge vorhanden sind. Besonders Pferdemist scheint ihm sehr zu behagen. Seine Kokons sind nicht sehr groß und derartig durchsichtig, dass man die Embryonen in ihnen mit voller Klarheit wahrnehmen kann. Weiterhin zeichnen sich die Embryonen von *Allolobophora putris* sehr vortheilhaft vor denjenigen anderer *Lumbriciden* durch die relativ geringe Eiweißmenge aus, die sie in sich aufnehmen, was namentlich in Bezug auf die Anfertigung der Schnitte von nicht geringer Bedeutung ist.

Das Resultat der Furchung, die ich nicht von Anfang an verfolgt habe, ist eine Blastula mit gut ausgebildetem Blastocöl, ähnlich, wie dies schon WILSON für *Allolobophora foetida* Savigny nachgewiesen hat[1]. Sehr bald jedoch wird die Furchungshöhle durch Derivate des Mesoderms sehr eingeengt; indessen lassen sich Spuren derselben auch noch während der Gastrulation nachweisen. Schon für diese Stadien stehen VEJDOVSKÝ's Befunde im Widerspruch mit denjenigen anderer Forscher (KOWALEVSKY, HATSCHEK, WILSON). So wurde früher allgemein der Urdarm vom Entoderm einer Invaginationsgastrula abgeleitet. Aus dem Blastoporus geht nach dieser Auffassung direkt der Mund, und durch Einwachsung des denselben umgebenden Ektoderms in letzteren das Stomodäum hervor. Nach VEJDOVSKÝ jedoch »senken sich in den meisten Fällen die ursprünglichen Hypoblastkugeln in den Epiblast, während in seltenen Fällen (*Dendrobaena*, *Allolobophora foetida*) eine Einstülpung stattfindet, wodurch nach Schließung des Blastoporus ein allseitig geschlossenes Archenteron zu Stande kommt« (Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, II. Abschn., p. 316). Bei dem gewöhnlichen Entwicklungsmodus, d. h. dem erst erwähnten, den nach VEJDOVSKÝ's Untersuchungen auch *Allolobophora putris* einschlagen soll, bildet sich alsdann nach Schluss des Blastoporus, in der massiven Hypoblastkugel central ein Spaltraum aus, der allmählich immer mehr heranwächst und sich schließlich nach vorn mit dem inzwischen sich einstülpenden Stomodäum in Verbindung setzt.

Ich konnte von einer solchen epibolischen Gastrula bei *Allolobophora putris* nichts bemerken. Hingegen konstatirte ich in allen Fällen Invaginationsgastrulae. Da ich dieselbe Erfahrung auch für eine Anzahl anderer Lumbriciden machte, so liegt für mich die Vermuthung nahe, dass der von VEJDVOSKÝ als Ausnahme bezeichnete Modus der häufigere, wenn nicht der einzige ist.

Die Blastula, die Anfangs Kugelgestalt hat, deren Pole jedoch schon zu dieser Zeit durch zwei Merkmale — die Urmesodermzellen und die Exkretionszellen — bestimmt sind, beginnt sich nun stark dorsoventral abzuplatten. In dieser Periode sind die Exkretionszellen in voller pulsatorischer Thätigkeit, die in ihrem Maximum das Volumen ersterer auf das zwei- und dreifache der Ruheform vergrößern können[2]. Bis jetzt liegen die Exkretionszellen noch frei zu Tage;

---

[1] VEJDOVSKÝ giebt freilich gerade für diese Form eine in den meisten Fällen gänzlich reducirte, für Allolobophora putris nur eine sehr reducirte Furchungshöhle an, was ich Beides nicht bestätigen kann.

[2] Ich verweise hierbei auf die schönen und eingehenden Untersuchungen

aber schon während der Gastrulation beginnt sich eine dünne Ektodermlamelle über sie hinwegzuschieben, so dass sie am Schluss dieses Vorganges vollständig vom oberen Keimblatt umwachsen sind. In der Folgezeit kommen sie immer tiefer und weiter vom oralen Pole ab zu liegen, wobei sie progressiv der Resorption anheimfallen. Doch kehren wir wieder zur Blastula zurück. Die Abplattung derselben geht nun so lange weiter, bis sie eine sehr dünne Scheibe darstellt. Alsdann biegen sich ihre seitlichen und hinteren Ränder ventral um und wachsen nach vorn zu (Fig. 1, Taf. XX). Der Blastoporusrand ragt hierbei kraterförmig empor. Je mehr die Verengung des Urmundes fortschreitet, desto stärker erheben sich die Randwülste, so, dass der Querschnitt einer solchen Gastrula schließlich das Aussehen eines gleichschenkeligen Dreiecks hat. Nur der vordere Rand, d. h., die Gegend der Exkretionszellen, bleibt ungefaltet. Letztere bilden jetzt und während der nächsten Stadien die vordere dorsale Decke des Urdarmes. Fig. 2, Taf. XX stellt einen Sagittalschnitt durch eine Gastrula mit ziemlich stark verengtem Urmund dar. (Die Exkretionszellen sind nicht in ihrer vollen Ausdehnung auf dem Schnitte getroffen.) Die Elemente der Ektodermschicht, die noch ganz ihren ursprünglichen Charakter bewahrt haben, fangen schon an, die Exkretionszellen zu überwuchern. Das Entoderm ist dicht mit Eiweißtröpfchen vollgepfropft. Auf einem späteren Stadium (Fig. 3, Taf. XX) sehen wir die eben angedeuteten Verhältnisse weiter fortgeschritten. Nach Vejdovský soll sich nun — nicht nur bei den Formen mit typisch epibolischer Gastrula (wie *Allolobophora putris*?) sondern auch bei den wenigen (?) Formen mit Invaginationsgastrula — der Blastoporus schließen. An derselben Stelle wo letzterer verschwand, soll sich alsdann ein Stomodäum einstülpen, das sich mit der (entweder durch Faltung, oder durch Spaltbildung entstandenen) centralen Urdarmhöhle in Verbindung setzt. Ich konnte nun niemals einen solchen Vorgang beobachten, so viele Larven ich auch daraufhin untersuchte. Stets ging aus dem Blastoporus direkt der Mund hervor, wie dies auch Kowalevsky stillschweigend annimmt und wie es Wilson für *Allolobophora foetida* für wahrscheinlich hält. — In Fig. 3, Taf. XX ist schon die Tendenz zur Vorderdarmbildung gegeben. Die Exkretionszellen sind nun äußerlich vollständig vom

---

Vejdovský's über diesen Gegenstand, welchen ich in Allem, was ich davon sehen konnte, zustimme. Ich komme hierauf noch in dem Kapitel über die Urniere zu sprechen.

Ektoderm umwachsen. Nach vorn zu werden sie von einem Zellhaufen begrenzt, der zugleich den oberen Theil der Stomodäalanlage bildet[1]. Nach unten zu wird letztere zur Zeit nur (auf dem Schnitt) durch eine einzige große Ektodermzelle repräsentirt, die sich nach der Urdarmhöhle zu einschlägt. Letztere ist bereits sehr umfangreich und ganz mit Eiweiß angefüllt. Die Entodermzellen, die noch in Fig. 2, Taf. XX gewölbt in das Blastocöl ragen, schließen sich nun an ihrem freien Rand zu einer einzigen Kurve an einander. Dieses Verhalten ist wahrscheinlich auf den Druck der Eiweißmassen zurückzuführen. Es bleibt nur noch für Fig. 3 zu erwähnen übrig, dass selbst in diesem Stadium ein Theil der Exkretionszellen die obere Partie der Urdarmwand bildet.

Ich möchte hier einer Beobachtung Erwähnung thun, die ich stets beim Durchmustern älterer und jüngerer Embryonen machte, und die vielleicht in histologischer Beziehung einiges Interesse beansprucht. Bekanntlich zeichnen sich die Flimmerzellen des Ektoderms, also vornehmlich die Elemente der Flimmerrinne, durch bedeutende Größe aus. In Fig. 10, Taf. XXI habe ich ein Stück einer solchen Zelle mit starker Vergrößerung — wenn auch nicht mit stärkster — gezeichnet. Jede dieser Zellen hat ein merkwürdig hyalines und vacuolisirtes Aussehen. In Fig. 4, Taf. XX tritt deutlich hervor, wie sehr sie sich von den angrenzenden ektodermalen Elementen unterscheiden. Ihr freier Rand nun, d. h. derjenige Theil, an dem die Wimpern zu Tage treten, ist stets von einem dunkeln Saume umgeben, der sich etwa vom freien Rande aus bis zu $^1/_3$ des Zelldurchmessers erstreckt. Betrachten wir diesen Saum mit starker Vergrößerung, so sehen wir, dass in ihn die Wimpern in schiefer Richtung hineinragen. An den Durchtrittsstellen hat jedes Flimmerband deutlich ein kleines Knötchen[2]. Da die Zellen außerordentlich breit sind, so können die Endtheile der Wimpern nur an einem relativ kleinen Theil in Berührung mit dem Kern treten. Im

---

[1] Ich erlaube mir an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass die erwähnten Zellen vielleicht den von Eisig als Stomatoblasten und Ösophagoblasten bezeichneten Elementen entsprechen dürften. Darüber kann natürlich nur ein eingehendes Studium der Furchung vom Ei aus entscheiden.

[2] Dieses Knötchen (Basalkörperchen) ist jetzt schon an den Wimpern einer ganzen Anzahl von Flimmerzellen bei den verschiedensten Objekten aufgefunden worden. Es ist, wie neuerdings Carl Peter experimentell bewiesen hat, das Centrum der Bewegung. Nach Henneguy's und v. Lenhossék's Hypothese ist es ein umgewandeltes Centralkörperchen.

Übrigen bilden ihre innern Endpunkte eine etwas wellenförmig gebogene Linie, die der Grenze der dunkeln Zone entspricht.

Mehr und mehr wächst das Stomodäum nun zu einer langen Röhre aus; hierbei wird sein Lumen bedeutend verengt. Hand in Hand mit dem Auswachsen des Stomodäums geht die Umwandlung seiner sich Anfangs dunkel färbenden plasmareichen Ektodermzellen in helle, stark vacuolisirte Elemente von statten, die sich in nichts mehr von den geschilderten Zellen der Flimmerrinne unterscheiden. Dies ist leicht zu verstehen, da erstere den letzteren nun auch dadurch ähnlich werden, dass sie sich mit einem dichten Cilienbesatz versehen, der sich bis zur Mündungsstelle des Stomodäums in den Urdarm erstreckt. — Interessant sind die Lagenverhältnisse des Stomodäums. Seine schlanke, hyaline Röhre mündet keineswegs mehr in gerader Richtung in den Urdarm, sondern beschreibt nun eine zweimal ausgebogene **S**-förmige Kurve, deren Ende sich dorsal bis zum vorderen Theil des Urdarmes erstreckt. Diese seltsame Erscheinung lässt sich auf folgende Weise erklären:

Es sind namentlich zwei Faktoren, welche das schnelle Wachsthum des Oligochäten-Embryos bedingen, einmal die Vermehrung seiner Zellelemente durch mitotische Theilungen; sodann aber der Druck, den die im Urdarm eingeschlossenen Eiweißmassen auf die umgebenden Wände ausüben. Namentlich in der mittleren Embryonalperiode hat letzterer Faktor vor ersterem das Übergewicht, was daraus hervorgeht, dass die Zellvermehrungen nicht schnell genug vor sich gehen, um für die in den Urdarm massenhaft eintretenden Eiweißmassen Raum zu schaffen. Die Folge davon ist, dass die Zellelemente des ganzen Embryos, namentlich aber des Entoderms aus einander gerissen und hierdurch oft sehr stark abgeplattet werden, so dass beispielsweise die außerordentlich lang gestreckten Urdarmzellen an manchen Stellen aus einem hohen Cylinderepithel zu einem flachen Pflasterepithel werden, das sich seiner Form nach in nichts mehr von dem anliegenden, gleichfalls abgeplatteten Ektoderm unterscheidet. Die dorsale Seite ist für diese Abplattung besonders geeignet, weil hier, wo das Mesoderm lange Zeit mangelt, der Embryonalkörper an und für sich am wenigsten mächtig ist und desshalb dem Druck der Eiweißmassen am ehesten nachgeben kann. — Mündet nun Anfangs das Stomodäum etwas schief nach oben (Fig. 3, Taf. XX) in den Urdarm, so legt sich die Wandung des letzteren gar bald, gemäß seiner Tendenz, dem Druck der Eiweißmassen im Inneren nachzugeben, der Röhre an, drängt sie nach oben und giebt ihr hierdurch eine steilere Lage, die zu verlassen sie der auf die Urdarmwand ausgeübte Druck verhindert. Je steiler aber die Stomodäalröhre in die Höhe gerichtet ist, je dichter sie der Urdarmwand angeschmiegt liegt, desto größer wird auch die Kurve ausfallen, die sie zur Einmündung in den Urdarm bedarf und desto höher wird sich naturgemäß auch diese Stelle befinden.

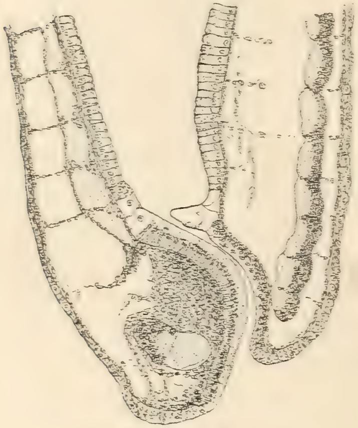
Gerade der umgekehrte Vorgang lässt sich hingegen zu Ende der Embryonalentwicklung verfolgen. Das Wachsthum durch Zelltheilung tritt nun wieder ganz in den Vordergrund. Es gleichen sich alsdann die abnormen Lagenverhältnisse des Stomodäalantheils des Darmes wieder aus. — Doch davon später! — Es will mir nun scheinen, als ob die merkwürdige, scheinbar sehr unpraktische Verlagerung der inneren Stomodäalmündung doch auch einen bestimmten Zweck befolgt, nämlich denjenigen, zu verhüten, dass Eiweißmassen, die sich bereits im Urdarm befinden, wieder aus letzterem herausquellen. Würde das Stomodäalrohr auf geradem Wege, oder nur wenig geneigt in den Urdarm münden, so müsste der Verschluss — auch mit Hilfe von Muskelelementen — doch nur sehr unvollkommen sein. Es könnte alsdann nur so viel Eiweiß im Embryo bleiben, wie der Urdarm bequem ohne Dehnung der Gewebe zu fassen vermöchte. Alles übrige eingeschluckte Material würde in Folge der elastischen Spannungskräfte der Gewebe wieder nach außen befördert werden. Anders ist es in unserem Fall: Hier bewirkt der Druck der Eiweißmassen im Inneren zugleich auch einen festen Verschluss der Stomodäalröhre, da letztere und die Urdarmwand für eine relativ große Strecke parallel zu einander laufen. Wir haben es hier also mit Verhältnissen zu thun, die sich, dem Princip nach, ganz gut mit den Verschlussvorrichtungen an der Wirbelthierharnblase vergleichen lassen, die verhindern, dass der Harn in die Harnleiter zurücktritt[1].

Vergleichen wir Fig. 4 und Fig. 3[2] mit einander (die Vergrößerungen sind zwar nicht ganz dieselben, trotzdem kann man jedoch das Folgende erkennen, so sehen wir, dass in dem älteren Embryo die Entodermzellen weit höher, säulenförmiger geworden sind. Zugleich ragen letztere auch wieder bogenförmig in das Darmlumen. Ganz besonderes Interesse, aus Gründen, die ich unten mittheilen werde, verdient die Thatsache, dass vier Zellen, die an der Einmündungsstelle des Stomodäums in den Urdarm liegen und letzterem anzugehören scheinen, sich wesentlich von allen anderen Zellelementen unterscheiden. Ihre Breite, ihr großer Kern, vor Allem aber ihr hyalines, plasmatisches Aussehen verleiht ihnen ein ganz besonderes Gepräge. Sehr auffallend ist ihre Ähnlichkeit mit den Stomodäal- und den Exkretionszellen. Dass sie aus umgewandelten Urdarmzellen hervorgehen scheint mir sicher zu sein, obgleich ich trotz mancher Bemühungen diesen Umwandlungsprocess nicht in seinen einzelnen Etappen verfolgen konnte. Die Bedeutungen dieser Bildungen sind mir vollständig unklar; gleichwohl sind sie mir bei meinen Untersuchungen sehr nützlich gewesen; denn da sie eine geraume Zeit persistiren, so können sie gleichsam als Marke für den Übergang des Ektoderms in das Entoderm dienen; mit anderen Worten, sie geben die Stelle an — wie wir bald sehen werden — wo der Pharynx aufhört und der Mitteldarm beginnt.

---

[1] Bekanntlich münden die Ureteren nicht ⊥ zur Wand der Harnblase, sondern in schiefer Richtung; je mehr also der Druck gegen die Blasenwand zunimmt, desto fester wird auch der Verschluss.

[2] Ich brauche wohl kaum zu erwähnen, dass Fig. 4 nicht dieser »mittleren Periode« entspricht, sondern in die erste fällt, wo das Wachsthum durch mitotische Theilungen noch vollauf genügt, um den eindringenden Eiweißmassen Raum zu schaffen. Im Stadium der Textfig. 1 hingegen ist der Embryo schon in der letzten Periode angelangt: die Deformationen durch den Druck der Eiweißmassen haben sich hier schon nahezu vollständig ausgeglichen. Ich habe es nicht für nöthig gefunden bildliche Belege für die mittlere Wachs-


Textfig. 1.

Es würde nun zu weit führen, wollte ich aller Veränderungen Erwähnung thun, die der Embryo bis zur Ausbildung des Pharynx durchmacht. Letzterer wird von allen Darmtheilen zuerst fertiggestellt. Zwischen Fig. 4, Taf. XX und Textfigur 1 liegen noch Stadien (die mittlere Wachsthumsperiode), in denen der Urdarm durch die kolossale Eiweißaufnahme zu einem unförmigen Sack aufgebläht wird; freilich geht dies hier nicht so weit, wie bei anderen Lumbriciden (z. B. *Allolobophora foetida*), wo sich der ganze Embryo in eine große Kugel verwandelt, deren Körper-

---

thumsperiode zu geben, da dieselbe von allen Autoren, die über Oligochätenentwicklung gearbeitet haben, sehr übereinstimmend geschildert wird.

decke so dünn ist, dass sie bei der geringsten unzarten Berührung mit der Präparirnadel zerreißt. Es gewährt dann einen eigenartigen Anblick, wenn hierbei die Eiweißmasse in Folge des Druckes der Gewebe, wie ein kleiner Springbrunnen hervorquillt und der Embryo auf knapp $^1/_4$ seiner ehemaligen Größe zusammenschrumpft.

In Textfig. 1 hat aber der Process der Eiweißaufnahme schon längst seinen Höhepunkt überschritten. Der Urdarm ist zwar noch immer sackartig erweitert und zeigt bis jetzt noch nichts von einem gewundenen Verlauf, sein Verhältnis zum Stomodäum ist jedoch ein ganz anderes geworden. Auch innerhalb seiner Zellelemente sind bemerkenswerthe Veränderungen vor sich gegangen. Während zur Zeit der größten Eiweißaufnahme das Protoplasma der Art mit Nahrungskugeln erfüllt ist, dass (in Folge der starken Färbbarkeit dieser Elemente) nichts von Zellgrenzen, kaum etwas von Kernen zu sehen ist, so hat hier schon eine Verarbeitung der Nährsubstanzen stattgefunden. Das Plasma der Zellen ist zwar noch immer von kleinen Eiweißtröpfchen erfüllt; indessen haben dieselben nicht mehr den bedeutenden Umfang wie früher; auch lassen sich jetzt Zellgrenzen und Kerne klar und deutlich unterscheiden.

Die bedeutendsten Veränderungen hat jedoch das Stomodäum durchgemacht. Wie weit der Vorderdarm geht, zeigen deutlich die oben erwähnten hyalinen Entodermzellen an, die auch in diesem Stadium noch gut erhalten sind. Derselbe wird — wie man sieht — ausschließlich durch den Pharynx präsentirt. Somit stammt der Pharynx zweifellos aus dem Ektoderm. Es ergiebt sich daher, wenn die Vejdovský'schen Untersuchungen an *Rhynchelmis* richtig sind, innerhalb der Oligochätengruppe für die einzelnen Vertreter eine bemerkenswerthe Differenz in der Embryonalentwicklung.

Ich möchte an dieser Stelle darauf hinweisen, dass auch für Regenerationsversuche an *Oligochäten* verschiedene Bildungsmoden des Vorderdarmes nachgewiesen worden sind. So gab F. v. Wagner in seiner ersten diesbezüglichen Publikation für *Lumbriculus variegatus* an, dass sich der Darmkanal bei Regeneration des Vorder- und Hinterendes aus dem Entoderm erneuere. Dieser Befund wurde von Rievel auch für *Ophryotrocha*, *Naïs* und *Lumbricus* bestätigt. Später hat nun F. v. Wagner seine erste Deutung für falsch erklärt; er giebt nunmehr an, dass die ontogenetischen und regenerativen Vorgänge bei der Bildung des Vorderdarmes übereinstimmen. In einer Untersuchung dieser Verhältnisse bei *Tubifex* wurde von Haase gezeigt, dass der Pharynx bei diesem *Limicolen* zweifellos aus dem Entoderm, der Enddarm hingegen aus dem Ektoderm regenerirt werde und dass, nach F. v. WAGNER's Darstellung der Befunde, dies auch bei *Lumbriculus* der Fall sein müsse. — Ich darf nicht unerwähnt lassen, dass nach meiner Ansicht sich der Enddarm hier wahrscheinlich aus beiden primären Keimblättern regenerirt haben dürfte; da ja — wie ich später nachweisen werde — das Proctodäum nicht bis zum letzten oder vorletzten Segment (VOJDOVSKÝ) reicht, sondern mindestens bis zum sechsten, vielleicht sogar bis zum siebenten und achten[1]. Die HAASE'schen Regenerationsbefunde scheinen sich nun im Allgemeinen mit den VEYDOVSKÝ'schen Angaben über die Genese des Darmes von *Rhynchelmis* zu decken. Möglicherweise gehen also hier ontogenetische und regenerative Vorgänge auf gleiche Weise von statten. HAASE hebt ausdrücklich hervor, dass die jetzt bestehenden Differenzen in der ontogenetischen und regenerativen Bildung des Vorderdarmes bei ein und derselben Form nur durch das eingehende Studium sowohl der Embryonalentwicklung wie auch der Regenerationsvorgänge an derselben Art geklärt werden können. Ich hatte Anfangs die Absicht die Entwicklung des Darmtractus von *Tubifex rivulorum* zu studiren, ließ mich jedoch durch die VEYDOVSKÝ'schen Befunde, die für die Darmentwicklung der Land-Oligochäten viel Neues versprachen, zum Studium der letzteren bewegen. Wahrscheinlich werde ich diese Verhältnisse später auch für Tubifex prüfen; ich hoffe, dass hierdurch Gelegenheit gegeben wird, die HAASE'schen Regenerationsbefunde mit den embryologischen Vorgängen direkt zu vergleichen. Bezüglich desjenigen, was sich jetzt schon darüber sagen lässt, verweise ich auf HAASE's Darstellung und die von ihm citirten Autoren. —

Dass der Pharynx in Textfig. 1 wirklich schon angelegt ist, tritt wohl klar hervor. Er ist — auch ohne dass wir die hyalinen Merkzellen berücksichtigen — scharf von dem Mitteldarm abgesetzt. Sein Verlauf zeigt überdies die charakteristische, nach unten ausgebogene Kurve. Die obere Pharynxwand ist ferner schon, wie beim ausgewachsenen Thiere, bedeutend stärker als die untere. Auch das Hauptcharakteristikum dieses Darmtheils, das dorsale Muskelpolster, ist vollständig ausgebildet. Das Einzige was noch fehlt ist die vertikale Falte, welche später den ganzen Pharynx durchzieht und ihn nahezu in zwei symmetrische Stücke theilt.

---

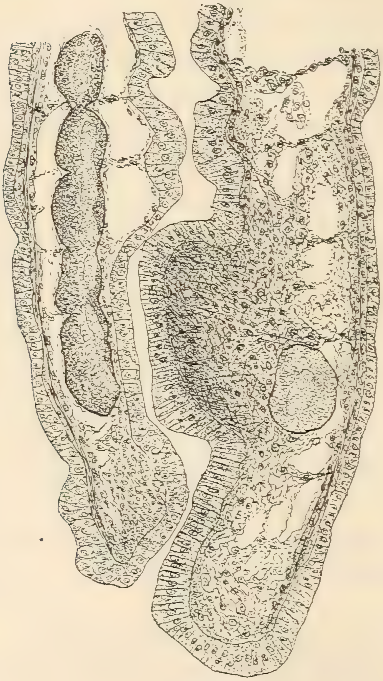
[1] Wie hinfällig indessen gerade hier der Keimblätterbegriff wird, geht schon daraus hervor, dass sich beim ausgewachsenen Wurm weder morphologisch noch physiologisch ein Kennzeichen für den ektodermalen oder entodermalen Antheil der hinteren Darmpartie ergiebt; beide Blätter verhalten sich also vollständig identisch. Desshalb erscheint es mir auch keineswegs als etwas besonders Merkwürdiges, wenn während der Regeneration selbst bei nahe verwandten Formen verschiedene Keimblätter denselben Organtheil bilden können. Lagebeziehungen, Correlationsvorgänge und manche anderen äußeren Momente mögen hierbei in erster Linie Ausschlag gebend sein.

Vergleichen wir Fig. 4, Taf. XX mit Textfig. 1 und dem späteren Stadium Textfig. 2, so werden uns sofort die Ursachen klar, welche die neuen Lageverhältnisse der Darmtheile bewirkt haben: Die Verringerung der Spannung innerhalb des Mitteldarmes, so wie ein gesteigertes Längenwachsthum. Der Pharynx liegt in Textfig. 1 und 2 nicht mehr dem Urdarm angeschmiegt, wie dies bei Fig. 4, Taf. XX der Fall ist. Denn nun sind die Eiweißmassen im Darm schon ziemlich aufgebraucht und was darin ist, so wie das Wenige, was noch hinzukommt, findet reichlich in der Darmhöhle Unterkunft, ohne dass hierbei die dem Urdarm anliegenden Organe eingepresst werden müssen. Indem nun der Embryo nach hinten und vorn auswuchs, verlängerte sich doch nicht im gleichen Maße das Stomodäum; es begnügte sich vielmehr damit, seine Elemente wesentlich zu verstärken. Die Folge dieses Verhaltens war, dass es sich gleichsam vom Urdarm abrollte und seine in Textfig. 2 angegebene Gestalt annahm.

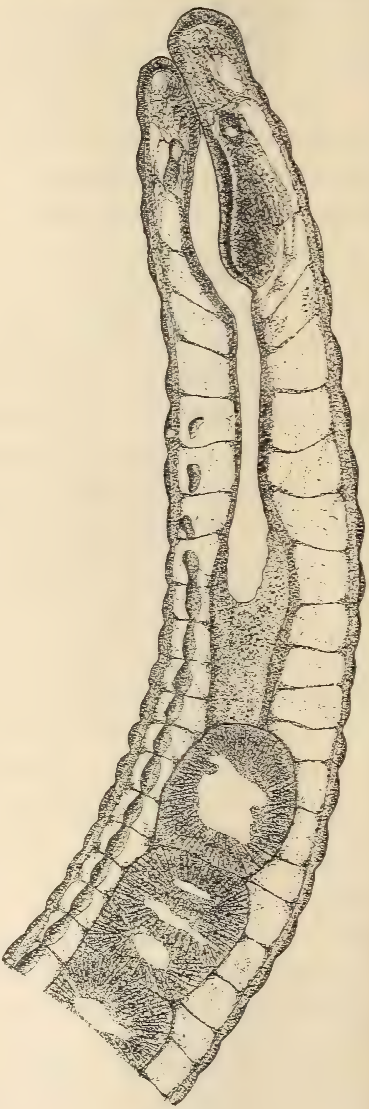
In Bezug auf die entodermalen Mitteldarmabschnitte will ich mich möglichst kurz fassen; da dieselben weder in morphologischer noch entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht besonderes Interesse bieten. Bekanntlich zerfällt der Mitteldarm in vier Abschnitte, die sich weniger durch specielle histologische Verhältnisse als durch die verschiedene Größe und Mächtigkeit ihrer Elemente von einander unterscheiden. Der vorderste Mitteldarmabschnitt, der Ösophagus, der nach Claparède niemals dauernd Nahrungsbestandtheile enthält, also wohl auch nur als Zuleitungsröhre dient, ist der schlankste Theil, dann folgt der Kropf, welcher nur eine Auftreibung des Darmrohrs darstellt, sodann der Muskelmagen mit einem mächtig entwickelten Muskelbeleg und endlich der langgestreckte letzte Abschnitt des Mitteldarmes mit der Typhlosolis.

Dasjenige Stück, das am frühesten vom Mitteldarm zur Ausbildung kommt, ist der Ösophagus, wie denn auch die Differenzirung des Darmkanals von vorn nach hinten fortschreitet. In Textfig. 3 ist hierfür ein deutlicher Beleg gegeben. Wir sehen, dass schon jetzt die Grenze festgelegt ist, bis zu welcher der Ösophagus beim ausgewachsenen Thiere geht, nämlich etwa das 13. Segment. Bis hierher erstreckt sich das ziemlich gerade gerichtete Darmrohr, ohne nur eine Windung zu machen und hebt sich hierdurch scharf von den großen, weiten Aussackungen des übrigen Mitteldarmes ab. Letztere sind noch in keiner Weise differenzirt. Was die Bildung des Kropfes und des Muskelmagens anbelangt, so gehen beide aus der ersten der sackartigen Erweiterungen hervor, die dem Ösophagus folgen; der übrige Darm wird zum Mitteldarm mit der Typhlosolis (dass letztere durch eine dorsale Einfaltung der Darmwand entsteht, leuchtet ein).

Ich komme nun zum letzten Abschnitt, dem ektodermalen Proctodäum. Er wird gemäß der von vorn nach hinten fortschreitenden Differenzirung auch zuletzt oder nahezu zuletzt angelegt, da zur Zeit seines Auftretens sich Kropf und Muskelmagen noch nicht von einander gesondert haben. Die Mesoblasten am analen Pole sind bereits



Textfig. 2.



Textfig. 3.

in einen Haufen indifferenter Zellen zerfallen, die das Material für die letzten Segmente liefern.

Die Anlage des Proctodäums erfolgt terminal, wenngleich auch etwas ventral verschoben als Einstülpung des Ektoderms, die stets sofort mit dem Mitteldarm in Fühlung tritt. Im Allgemeinen hat die Einstülpung wohl, wie Wilson behauptet, die Gestalt eines feinen Schlitzes; ein Blick auf Fig. 5, Taf. XX zeigt jedoch, dass dieser Schlitz unter Umständen ganz bedeutende Weite haben kann (freilich haben wir es hier mit einem schon älteren Stadium zu thun; ich bitte auch die etwas schräge Schnittrichtung unbeachtet zu lassen). Später schließt sich das Proctodäum in gerader Richtung an den Mitteldarm an[1].

Im Gegensatz zu Wilson finde ich, dass sich Proctodäum und Mitteldarm stets sehr lange von einander unterscheiden lassen. Dieser Forscher sagt (p. 414): »The stomodaeal invagination has the form of a longitudinal slit which at first faces upwards owing to the curvature of the body, but gradually is turned backwards as the body straightens out. Its walls fuse completely with those of the archenteron and assume the same histological character, and every trace of the limit between them disappears. It is therefore unpossible to determine how far forward the proctodaeum extends, but its extends is certainly very limited.«

Ein Blick auf Fig. 6 und 7 wird meine Ansicht bestätigen. Zunächst finde ich immer am Innenrand der Einstülpung eine helle plasmatische Zone, von der am Mitteldarm nichts zu sehen ist. Sodann zeichnet sich die Proctodäaleinstülpung durch eine große Anzahl dunkel sich färbender Kerne aus. Das stärkste Unterscheidungsmerkmal bildet jedoch die Färbung. Bei der von mir angewandten Konservirung und Tinktion (Konservirung mit Hermann's Flüssigkeit, Färbung mit der Heidenhain'schen Eisen-Hämatoxylin-Methode) besitzt der Mitteldarm stets in dieser Periode einen gelblichen Ton, alle ektodermale Elemente jedoch eine typische blaue Hämatoxylinfarbe. Die erstere Thatsache führe ich auf den hohen Eiweißgehalt der Entodermelemente zurück. Erst relativ spät verschwinden diese Differenzen. Ich habe es versucht letztere etwas in meinen Figuren anzudeuten, muss jedoch gleich hinzufügen, dass der Unterschied in Wirklichkeit weit bedeutender ist, da ja überall da, wo der graubraune Tuschton auf meinen Zeichnungen hervortritt, der blaue Hämatoxylinton vorhanden sein müsste.

---

[1] Ich habe desshalb nur solche Schnitte (außer Fig. 5) abgebildet, wo die gemeinschaftliche Achse beider getroffen ist.

Die Frage, bis zu welchem Segment sich das Proctodäum erstreckt, wie sie bei dieser Gelegenheit stets aufgeworfen wird, hat natürlich nur dann Sinn, wenn man sich damit nach dem Antheil des Darmtractus erkundigt, der aus dem Proctodäum hervorgegangen ist, sowie nach der Anzahl der Segmente, die derselbe durchläuft. Da ja schon gleich Anfangs die Proctodäaleinstülpung in Berührung mit dem Mitteldarm tritt, und da sich ja fortwährend neue Metameren bilden, so reicht dieselbe in verschiedenen Zeiten bis zu verschiedenen Segmenten. Dass das Proctodäum sich schon sehr bald über verschiedene Segmente erstreckt, geht wohl schon aus Fig. 6 und 7 hervor. In Fig. 7 lassen sich vier Segmente unterscheiden; eben so in Fig. 8. Beide Bilder geben deutlich den Modus der Verschmelzung an zwischen Proctodäum und Mitteldarm. Dass dies jedoch nicht nach der WILSON'schen Deutung vor sich geht, zeigen beide Bilder wohl klar. Eine Verschmelzung der Elemente beider Keimblätter findet zunächst keineswegs statt. In Fig. 7 sehen wir noch, wie sich das Proctodäum glatt an die Mitteldarmwand anlegt. Von einem Durchbruch ist hier noch keine Spur angedeutet. Anders in Fig. 8. Hier haben sich die an einander stoßenden Wände merklich verdünnt; trotzdem kann auch hier keinerlei Fusion beider konstatirt werden. Merkwürdigerweise hat sogar noch einmal eine Ablösung beider Wände von einander stattgefunden. Zwischen ihnen hat sich ein deutlicher Lymphraum ausgebildet. Der Durchbruch scheint immer bei der Ausbildung des vierten Segments stattzufinden, wovon ich mich an mehreren Beispielen überzeugen konnte. Hand in Hand mit diesem Vorgang geht eine Erweiterung des Mitteldarmes und des anschließenden Proctodäalantheils. Letzterer bleibt jedoch noch für lange Zeit viel enger als ersterer (Fig. 8, Taf. XX). Diese Thatsache, sowie die große Anhäufung von Kernen lassen auch noch lange nach dem Durchbruch den Proctodäalantheil des Darmes erkennen. Dass auch nach dem Durchbruch noch eine Vermehrung der hinteren Segmente erfolgt, geht aus Fig. 8 hervor. Hier hat sich das Proctodäum seit seinem Durchbruch noch um zwei Segmente vermehrt; es reicht hier also bis zum sechsten Segment. Trotzdem lässt sich am Ende des Wurmes noch eine indifferente Zone erkennen; somit dürfte auch noch eine weitere Segmentvermehrung angenommen werden. Vielleicht ist es möglich nachzuweisen, dass der ektodermale Enddarm des Wurmes sich später noch bis zum siebenten und achten Segment erstreckt. Jedenfalls tritt aber jetzt sehr bald ein Zeitpunkt ein, wo sich ektodermaler und entodermaler Antheil nicht mehr von einander unterscheiden lassen.

Wie ich schon in der Einleitung erwähnt habe, entsprechen die einzelnen Abschnitte des *Oligochäten*-Darmes (sowie desjenigen der Hirudineen) nicht vollständig den gleichnamigen Gebilden der übrigen Anneliden. Wie ist dies zu verstehen? EISIG giebt hierfür in seiner »Entwicklungsgeschichte der *Capitelliden*« eine ganz plausible Erklärung. Nach seiner Ansicht lässt sich der Oligochätendarm sehr gut mit demjenigen der *Anneliden* in seinen Haupttheilen homologisiren; dies sei indessen bis jetzt noch nicht geschehen. Der Pharynx der *Oligochäten* allein sei homolog dem Stoma und dem Ösophagus-Pharynx der übrigen *Anneliden*. Der Tractusabschnitt hingegen, dem man topographisch-anatomisch den Namen Ösophagus beilege, führe diese Bezeichnung mit Unrecht. Derselbe müsse daher fortan, seiner Abstammung gemäß, zum Mitteldarm gerechnet werden und sei höchstens als vorderer Mitteldarm vom hinteren Mitteldarm zu unterscheiden. Ösophagus und Pharynx sind nach EISIG's Befunden als Derivate derselben Anlage auch nur Abschnitte desselben Theiles und als Synonyme zu betrachten.

So sehr mir nun auch die Theorie EISIG's einleuchtet, so habe ich doch nicht das Recht, darüber zu entscheiden; dies kann nur durch ein eingehendes Studium der Entwicklungsgeschichte vom Ei aus nachgewiesen werden. Es müsste sich alsdann zeigen lassen, dass die von EISIG als »Ösophagoblasten« bezeichneten Zellgruppen, sich auch bei *Oligochäten* vorfinden, und dass aus ihnen der Pharynx hervorginge.

Ich habe hierbei außer Acht gelassen, dass VEJDOVSKÝ für *Rhynchelmis* (einen *Limicolen*) nachzuweisen sucht, dass dort nicht nur der Ösophagus sondern auch der Pharynx aus dem Ektoderm stammt[1] und dass nur ein ganz kleiner Theil des Darmes — der Mund — aus dem Ektoderm hervorgeht. Hat sich dieser Forscher hierin nicht getäuscht, so dürfte die Definition EISIG's höchstens für die *Terricolen* ausschließlich Geltung haben; innerhalb der *Oligochäten*-Gruppe selbst wäre hingegen eine sehr merkwürdige Verschiedenheit der Entwicklung morphologisch und physiologisch gleichwerthiger Organe zu konstatiren.

---

[1] Diesen Ergebnissen stehen die Befunde ROULE's für *Enchytraeoides marioni* entgegen, wo sich der Darm im Ganzen so verhält, wie bei *Allolobophora putris*.

Larvale Exkretionsorgane.

Der erste Nachweis einer exkretorischen Funktion des Embryonalkörpers der *Oligochäten* lässt sich schon für ein sehr frühes Entwicklungsstadium bringen. So fand VEJDOVSKÝ bereits bei aus zehn Blastomeren bestehenden Embryonalstadien drei gut ausgebildete pulsirende Exkretionszellen. Er deutet sie »als Furchungskugeln, die sehr frühzeitig ihre durch das Vorhandensein vielfach verschlungener Kanälchen und Vacuolen sich auszeichnende exkretorische Funktion dokumentiren«. In Bezug auf letztere verweise ich auf VEJDOVSKÝ's eingehende Schilderungen. Wie dieser Forscher schon berichtet, hört die Thätigkeit der Exkretionszellen auch dann noch nicht auf, wenn dieselben bereits vom Ektoderm umwachsen sind und in der primären Furchungshöhle liegen.

Ich habe nun der Art und Weise, wie die Exkretbildung innerhalb dieser Zellen von statten geht, meine Aufmerksamkeit geschenkt und kam zu der Überzeugung, dass der Kern hierbei eine hervorragende Rolle spielt. Betrachten wir Fig. 12, Taf. XXI (die noch zu einem anderen Zwecke dient), so sehen wir, wie sich in der Exkretionszelle, rings um den Kern, große Vacuolen angesammelt haben, deren körniger Inhalt sich dunkel färbt. Die Peripherie des Kerns bildet keine geschlossene Kurve, wie bei gewöhnlichen Kernen, sondern ist an mehreren Stellen stark eingebuchtet. Das Innere ist ganz mit kleinen Tröpfchen erfüllt. Sehr merkwürdig sieht der Nucleolus aus. Während derselbe für gewöhnlich die Gestalt einer Kugel besitzt, ist er hier mit einer Anzahl Spitzen besetzt, die pseudopodienartig in die Kernsubstanz hineinragen. Die Anfüllung der Zelle mit Exkret ist in Fig. 12 noch lange nicht auf ihrem Höhepunkt angelangt; vielmehr hat dieselbe erst begonnen. Wenn die Zelle die größte für sie noch fassbare Menge Exkret erzeugt hat, haben Kern und Zellleib die Gestalt sehr umfangreicher Blasen angenommen, deren strukturloses Innere nur von wenigen mächtigen Vacuolen ausgefüllt ist.

Fälle, wo die Sekretion und Exkretion unter Einwirkung von Zellkernen stattfindet, sind übrigens schon lange bekannt. KORSCHELT wies diese Thatsache z. B. für eine ganze Reihe von Drüsenzellen nach; so für gewisse Follikelzellen bei *Ranatra* und *Nepa*, welche die sogenannten Strahlen der Eier dieser Formen zu liefern haben; sodann für die Drüsenzellen am Genitalapparat von *Branchi-*

pus, so wie die Spinndrüsen der Schmetterlingsraupen. Ich selbst habe einen ähnlichen Vorgang schon in meiner Arbeit über Zellplatten erwähnt und abgebildet. Ich fand nämlich, dass hier die vacuolisirten Zellen des Tentakelentoderms der *Hydroiden* ebenfalls durch Sekretausscheidungen entstehen, die zuerst rings um den Zellkern in Gestalt eines hellen Hofes auftreten. —

Die erwähnten Exkretionszellen, die nach VEJDOVSKÝ allen *Lumbriciden* mit Ausnahme von *Allolobophora foetida* zukommen, sind wahrscheinlich nur als sekundäre Bildungen zu betrachten, die ihren Ursprung den veränderten äußeren Entwicklungsbedingungen, d. h. dem Übergang von einer freilebenden Larve zu einer solchen innerhalb des Eiweißes von Kokons, zu verdanken haben. Die koncentrirtere Nährsubstanz mochte auch einen lebhafteren Stoffwechsel zur Folge haben; derart, dass schon vor dem Auftreten der larvalen Urniere Exkretionsstoffe erzeugt und demgemäß Organe zur Ausscheidung derselben geschaffen werden mussten. War Anfangs die Exkretion als Nebenfunktion noch an alle Zellen gebunden, so specificirten sich später bestimmte Elemente hierfür, an die von nun an die gesammte ausscheidende Thätigkeit übertragen wurde.

Was nun die larvale Urniere betrifft, so wurde dieselbe zuerst bei den *Oligochäten* von BERGH für *Criodrilus* nachgewiesen. Dieselbe besteht hier aus zwei röhrenförmigen Organen von derartiger Ausdehnung, dass man sie schon mit Lupenvergrößerung erkennen kann. »Sie verlaufen im Bogen vor der Mundregion bis etwa an die Mitte des Embryonalkörpers, wo sie ein Stück seitwärts des Keimstreifens endigen.« Die Urniere ist unverzweigt, etwas abgeplattet und liegt stets zwischen Epidermis und Darmrohr eingebettet. Ein eigentliches Drüsenepithel giebt es nicht. Die Röhre besteht aus durchbohrten Zellen, deren Grenzen nicht zu erkennen sind. Hier und da lassen sich Kerne mit Kernkörperchen unterscheiden; besonders im vorderen Theil der Urniere sind die Kerne von sehr bedeutender Größe. Flimmerung konnte BERGH nur einmal bei einem ganz jungen Embryo von Kugelgestalt erkennen. Die Wimpern waren hier gegen das Wurmende gerichtet. Am Hinterende ließ sich zweifellos eine äußere Mündung des Organs nachweisen. Nahe an der Höhle des Mundsegmentes nach vorn endigte die Urniere in Gestalt eines Blindsackes, der sich durch keine Besonderheiten von der übrigen Röhre unterschied.

Die Angaben VEJDOVSKÝ's betreffs der Urniere der *Lumbriciden* unterscheiden sich in manchen Punkten wesentlich von denjenigen

Bergh's. Für ihn hat die Urniere einen inneren und einen äußeren Bestandtheil. Letzterer sind die Exkretionszellen; den inneren Theil hingegen bilden feine Kanälchen, die mit von hinten nach vorn schlagenden Wimpern besetzt sind. »Weil das Lumen sehr unbedeutend ist, so giebt sich das Vorhandensein der Wimpern als eine Welle kund.« Nur bei *Lumbricus rubellus* hat Vejdovský »die vermeintliche innere Mündung« in Form einer Flamme konstatirt. Für *Dendrobaena* sowie für *Allolobophora putris* konnte Vejdovský zwei Urnierenkanälchen feststellen. Jedes derselben verläuft von den Exkretionszellen auf der Rückenseite nach hinten, begiebt sich dann in das letzte Drittel der Körperlänge nach vorn und zur Bauchseite. Den weiteren Verlauf gelang es Vejdovský nicht festzustellen. Was nun die Thätigkeit der larvalen Pronephridien betrifft, so stellt sich Vejdovský dieselbe der Art vor, dass durch die Kanälchen in Folge der von hinten nach vorn gehenden Flimmerung, irgend welche flüssige Stoffwechselprodukte in die Exkretionszellen geschafft werden, welche letzteren ihrerseits noch Exkret hinzuliefern können. Von dort aus soll das Exkret durch einen winzig kleinen Porus in der Medianlinie der vorderen Rückenseite von den Exkretionszellen nach außen befördert werden. Dieser Exkretionsporus, den ich leider niemals sehen konnte, wurde später auch von Bergh's Frau beobachtet. —

Meine Untersuchungen über die larvalen Pronephridien geben nun mit denjenigen keiner der beiden Forscher identische Resultate; indessen darf ich nicht unerwähnt lassen, dass die Bergh'schen Befunde den meinigen doch noch am nächsten stehen. Die Urniere von *Allolobophora putris* ist nach meinen Untersuchungen paariger Natur, beginnt in der Kopfhöhle und zieht sich dann eine Strecke weit dorsal zwischen Ektoderm und Urdarm hin, um dann später ventralwärts bis etwa $^1/_3$ der Höhe des Embryos herabzusinken. Ungefähr in dieser Gegend mündet sie nach außen. Schildert Vejdovský die Urniere als sehr feine Kanälchen, für deren Oberfläche sich sehr schwierig Zellen oder kernartige Gebilde nachweisen lassen, so war dasjenige Merkmal, was mir an der Urniere zuerst auffiel, gerade die ungeheuer großen Kerne derselben, die etwa das Zehnfache des Umfangs gewöhnlicher Kerne besitzen[1]. Im Ganzen beobachtete ich vier bis fünf Kerne. Drei derselben traf ich stets an derselben Stelle; sie scheinen also wohl fixirt zu sein.

---

[1] Auch für *Criodrilus* sind nach Bergh die Kerne im vorderen Theil der Urniere von sehr bedeutender Größe.

Zunächst einer, der größte, am Anfang der Urniere Fig. 12, Taf. XXI, dann ein weiterer, kleinerer, Fig. 13, Taf. XXI und schließlich noch einer ganz am Ende und nahe an der Ausmündung des Organs. Wie **Bergh** fasse ich die Urnierenröhre als eine Reihe Zellen auf, zu welchen die erwähnten Kerne gehören und deren Plasmaleiber durchbohrt sind. Was nun die Behauptung **Vejdovský**'s betrifft, dass die Urniere im Zusammenhang mit den Exkretionszellen stehe, so zeigt ein Blick auf Fig. 12, Taf. XXI das Unzulängliche derselben. Freilich liegt die Urniere an einer Stelle dicht den Exkretionszellen an; die Röhre mündet jedoch keineswegs in dieselben ein, sondern erstreckt sich noch um ein gutes Stück weiter. Die Anfangsstelle der Urniere liegt in der Kopfhöhle, in die sie deutlich mit weiter Öffnung einmündet. Wir haben es also mit einer offenen Urniere zu thun. Das Endstück ist kolbig aufgetrieben und lagert fest angeschmiegt an der Darmwand, von der es sich durch seine hyaline Beschaffenheit deutlich und scharf abhebt, Fig. 11, Taf. XXI. Fig. 9, Taf. XX giebt ein Situationsbild des Endapparates. Der Urnierenkanal ist nun nicht etwa mit gleichmäßig vertheilten Wimpern besetzt, sondern besitzt typische, mächtige Flimmerlocken, deren größte aus dem kolbig verdickten Anfangsstück hervorgeht. Diese Flimmerlocke durchzieht einen großen Theil des Kanals. Je an den Partien der Röhre, wo die großen Kerne sitzen, scheinen mir andere Wimperbüschel zu entspringen, die sich gleichfalls nach rückwärts in das Kanallumen erstrecken. Letzteres scheint mir um so wahrscheinlicher zu sein, als sich sicher Wimpern vom Anfang bis zum Ende der Röhre erstrecken, die eine Flimmerlocke am Anfangsstück jedoch kaum den mannigfaltig gebogenen Kanal wirkungsvoll in seiner ganzen relativ bedeutenden Ausdehnung mit ihren Elementen versorgen könnte.

Den Ausführgang habe ich nur zweimal beobachtet: derselbe war jedoch jedes Mal so ungünstig im Schnitt getroffen, dass ich nur ein Kombinationsbild davon geben könnte. Ich unterlasse dies um so eher, als schon **Bergh** eine gute Zeichnung des Ausführganges giebt. Nur möchte ich bemerken, dass an jener Stelle bei *Allolobophora putris* die Elemente des Ektoderms gegenüber den Nachbarzellen bedeutend umfangreicher sind. Der Kanal mündet also in einem dichten Zellpolster nach außen. Ganz nahe an der Mündungsstelle befindet sich, wie ich oben schon erwähnt habe, ein umfangreicher Kern, der der Urniere angehört. Von hier aus erstreckt sich die letzte Flimmerlocke in das Lumen. Sie reicht bis zur Öffnung, wo noch einige Wimpern nach außen schlagen können. Dass man den Ausführgang der Urniere so selten erblickt, beruht wahrscheinlich, wie schon BERGH angiebt, auf den Kontraktionen, die der Embryo während der Konservirung erleidet.

Was die Funktion der Urniere anbelangt, so scheint sie zunächst als Leitungsröhre zu dienen, welche die Aufgabe hat, die in der Kopfhöhle angesammelten Stoffwechselprodukte aus dem Körper zu schaffen. Dass hierbei natürlich keine von hinten nach vorn gehende Flimmerung vorhanden sein kann, wie VEJDOVSKÝ behauptet, liegt wohl auf der Hand. Übrigens hat ja schon BERGH, wie ich oben bereits erwähnt habe, freilich nur an einem lebenden Embryo, eine von vorn nach hinten gehende Flimmerung beobachtet. Auch der Urnierenkanal scheint Exkrete abzusondern: wenigstens findet man an vielen Stellen die sonst hyaline Wand mit dunkel sich färbenden Exkrettröpfchen imprägnirt.

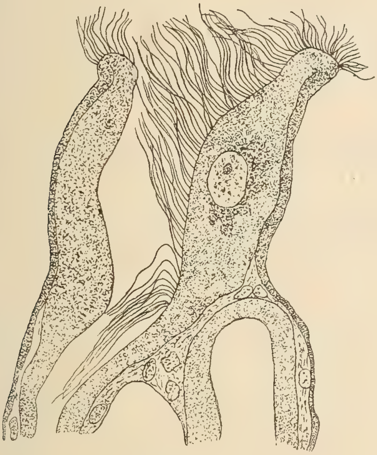
Dass BERGH nicht die Wimperflamme nachweisen konnte, die doch aller Wahrscheinlichkeit nach auch bei Criodrilus vorhanden sein dürfte, scheint mir lediglich an der Konservirung zu liegen, sonst wäre sie einem so exakten Beobachter nicht entgangen. VEJDOVSKÝ hingegen konnte sie wohl desshalb nicht sehen, weil er seine Untersuchungen nur an lebendem Material (vielleicht auch an Totalpräparaten) vornahm. Seine Bilder lassen demgemäß auch von der Urniere im optischen Schnitt kaum mehr als zwei feine parallele Striche erkennen[1].

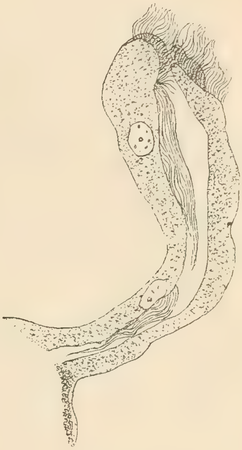
Hinsichtlich der Beziehungen zwischen der Urniere der *Hirudineen* und derjenigen der *Oligochäten* steht es bei mir fest, dass beide auf die Kopfniere der *Polychäten* zurückzuführen sind. Indessen halte ich eine Homologisirung einzelner Theile der Urniere beider Annelidengruppen für mehr als problematisch, da zweifellos das Organ der *Hirudineen* sehr wenig ursprüngliche Merkmale mehr besitzt. Ich sehe desshalb von einem Vergleich mit den morphologischen Verhältnissen der *Hirudineen*-Urniere ab und verweise hierfür auf die beiden am Schluss citirten Arbeiten von BERGH.

---

[1] Bei *L. rubellus* scheint VEJDOVSKÝ die obere Wimperflamme beobachtet zu haben. Ich citire hier noch einmal die bezügliche Stelle, aus der dies hervorgeht: »Nur bei Lumbricus rubellus habe ich die vermeintliche innere Mündung in Form einer Flamme konstatirt.« Aus der Abbildung lässt sich leider wenig sehen.

Wenn ich mir am Schluss noch erlaube zwei Bilder von Hirudineennephridien nach Moore zu geben, so will ich natürlich hiermit nicht die Oligochäten-Urniere homologisiren. Indessen scheinen mir die morphologischen Verhältnisse beider Organe so viel Übereinstimmendes zu haben, dass man gewiss auch mit einigem Recht auf eine funktionelle Ähnlichkeit derselben schließen darf.


Textfig. 4.


Textfig. 5.

Ähnlich wie bei der Urniere von *Allolobophora putris* haben wir es auch hier mit einem feinen hyalinen Kanal zu thun, der am vorderen Ende mit der Leibeshöhle kommunicirt (bei der Urniere von *Allolobophora putris* ist es natürlich die primäre Furchungshöhle). Ferner besitzt das Organ ebenfalls eine kolbige Anschwellung am Vordertheil, von welcher eine umfangreiche Flimmerlocke ausgeht. Eben so entspringt je in der Gegend eines Kernes ein Flimmerbüschel, das sich nach rückwärts in das Lumen des Kanals erstreckt.

Neapel, am 27. Februar 1899.

Litteraturverzeichnis.

1. R. S. Bergh, »Über die Metamorphose von *Nephelis.*« Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
2. —— »Die Metamorphose von *Aulostoma gulo.*« Arbeiten aus dem zool. Inst. in Würzburg. Bd. VII. 1885.
3. —— Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane von *Criodrilus.*« Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. in Würzburg. Bd. VIII. 1888.
4. Ed. Claparède, »Histologische Untersuchungen über den Regenwurm.« Leipzig 1869.

5. Hugo Eisig, »Zur Entwicklungsgeschichte der *Capitelliden.*« Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. XIII. 1. u. 2. Heft. 1898.
6. H. Haase, »Über Regenerationsvorgänge bei *Tubifex rivulorum.*« Diese Zeitschr. Bd. LXV. 2. Heft.
7. B. Hatschek, »Studien über Entwicklungsgeschichte der *Anneliden.*« Arb. aus dem zool. Inst. der Univ. Wien. 3. Heft. 1878.
8. F. Hepke, »Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der *Naïden.*« Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1897.
9. K. Hescheler, »Über Regenerationsvorgänge bei *Lumbriciden.*« 1. u. 2. Theil. Jen. Zeitschr. für die ges. Naturwissensch. Bd. XXX. 1896 u. 1898.
10. Nik. Kleinenberg, »The Development of the Earthworm.« Quarterly Journ. Micr. Sc. Bd. XIX. 1879.
11. E. Korschelt, »Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns.« Zool. Jahrb. Bd. IV. 1889.
12. —— »Über Regenerationsvermögen der Regenwürmer.« Sitzungsber. der Gesellsch. zur Bef. der ges. Naturw. Marburg 1897.
13. —— »Über Regenerations- und Transplantationsversuche an *Lumbriciden.*« Verhandl. der deutschen zool. Gesellschaft auf der 8. Jahresvers. Leipzig 1898.
14. Moore, »On the structure of the discodrilid Nephridium.« Journ. of Morph. Vol. XIII. May 1897. No. 3.
15. K. Peter, »Das Centrum für die Flimmer- und Geißelbewegung.« Anat. Anz. Bd. XV. 25. Jan. 1899.
16. H. Rievel, »Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen *Anneliden.*« Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.
17. Louis Roule, Études sur le développement des *Annelides.*« Ann. Sc. Nat. Zool. T. VII. 1889.
18. Fr. Vejdovský, »Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen.« Prag 1888—1892.
19. Edmund B. Wilson, »The Embryologie of the Earthworm.« Journ. of Morph. Vol. III. Dec. 1889.
20. F. v. Wagner, »Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration.« Biol. Centralbl. Bd. XIII. 1873.
21. —— »Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei *Lumbriculus.*« Zool. Anz. Bd. XX. 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Zeichnungen sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat von Zeiss auf der Höhe des Objekttisches entworfen. Gebraucht wurden ausschließlich apochromatische Systeme.

Zeichenerklärung:

B, Blastoporus;
Bas, Basalknötchen;
Brst, Borsten;
Ek, Ektoderm;
En, Entoderm;
Endd, Enddarm;
Ex, Exkretionszelle;
Exk, Exkretionszellkern;

Fl, Flimmerzelle;
K_1 und K_2, erster und zweiter Kern des Urnierenkanals;
M, Mesoderm;
Pr, Proctodäum;
St, Stomodäum;
Tr, Trichter der Urniere;
Uk, Urnierenkanal;
U.M, Urmesodermzelle;
Ur, Urniere;
V, Exkretvacuole;
W, Wimperflamme;
Wp, Wimpern.

Tafel XX.

Fig. 1. Gastrula. Totalpräparat. Comp. Oc. 4, Obj. 8 mm Brw.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch eine Gastrula. Comp. Oc. 4, Hom. Imm. 2 mm Brw.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch einen jungen Embryo. Die Bildung des Stomodäums hat begonnen. Die Exkretionszellen sind vom Entoderm überwuchert. Comp. Oc. 12, Obj. 8 mm Brw.

Fig. 4. Sagittalschnitt. Älterer Embryo. Das Stomodäum hat sich zu einem langen hyalinen Rohr ausgebildet. Die ersten Segmente sind angelegt. Comp. Oc. 6, Obj. 8 mm Brw.

Fig. 5. Schiefer Schnitt durch das Hinterende eines älteren Embryo. Beginnende Proctodäaleinstülpung. Comp. Oc. 4, Obj. 8 mm Brw.

Fig. 6. Frontalschnitt durch das Hinterende eines Embryos. Die Proctodäaleinstülpung ist bis zum dritten Segment fortgeschritten. Es ist noch nichts von einer Verschmelzung derselben mit dem entodermalen Mitteldarm zu sehen. Comp. Oc. 4, Obj. 8 Brw.

Fig. 7. Frontalschnitt durch das Hinterende eines älteren Embryos. Die Proctodäumeinstülpung reicht bis zum vierten Segment. Die Proctodäumwand und die Mitteldarmwand haben sich an ihrer Berührungsstelle merklich verdünnt. Zwischen beiden hat sich ein Lymphraum ausgebildet. Comp. Oc. 8. Obj. 16 mm Brw.

Fig. 8. Frontalschnitt durch das Hinterende eines älteren Embryos. Der Durchbruch des Proctodäums ist erfolgt. Dasselbe hat sich noch über zwei weitere Segmente erstreckt; es reicht also jetzt bis zum sechsten Segment. Die Stelle, wo der Mitteldarm anfängt, lässt sich noch deutlich erkennen. Comp. Oc. 4, Obj. 8 mm Brw.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch einen alten Embryo. Situationsbild zur Demonstration der Urnierenmündung. Comp. Oc. 8, Obj. 16 mm Brw.

Tafel XXI.

Fig. 10. Wimperzelle der Flimmerrinne. Eintritt der Wimpern in den Zellleib. Comp. Oc. 12, hom. Imm. 2 mm Brw.

Fig. 11. Sagittalschnitt. Endapparat der Urniere. Comp. Oc. 8, hom. Imm. 2 mm Brw.

Fig. 12. Stück des Urnierenkanals mit dem ersten Kern. *Ex*, Exkretionszelle mit Exkretvacuolen. Der Kern ersterer charakteristisch verändert. Comp. Oc. 8, hom. Imm. 2 mm Brw.

Fig. 13. Stück des Urnierenkanals mit dem zweiten Kern. Comp. Oc. 8, hom. Imm. 2 mm Brw.

Zur Frage über den Bau der Herbst'schen Körperchen und die Methylenblaufixirung nach Bethe.

Von

Professor Dr. **A. S. Dogiel**
St. Petersburg.

Mit Tafel XXII und XXIII.

Bereits im Jahre 1891 habe ich[1] zuerst die von mir modificirte Methode EHRLICH's zur Untersuchung der Nervenendigungen in den GRANDRY'schen und HERBST'schen Körperchen angewandt, wobei ich in Bezug auf die letzteren in der Lage war, die Beobachtungen von MERKEL, RETZIUS und anderen Autoren zu bestätigen und zu vervollständigen. Unter Anderem hatte ich die Beobachtung gemacht, dass der Achsencylinder nach seinem Eintritt in den Innenkolben zuweilen in zwei bis drei Ästchen zerfällt, die mit Anschwellungen endigen, oder aber, dass vom Achsencylinder in der Nähe der Endanschwellung sich ein dünner Seitenast abzweigt, der alsdann in ein Knöpfchen übergeht. Was die Endanschwellung selber betrifft, so besteht dieselbe aus einem Bündel feinster, kurzer, zuweilen gewundener, durch eine körnige interfibrilläre Substanz verbundener Fädchen, welche dem Knöpfchen die charakteristische Form verleiht.

Nach meiner Arbeit erschienen die Abhandlungen von GEBERG[2] und SZYMONOWICZ[3], in denen vorwiegend die Beziehungen der Nerven zu den GRANDRY'schen Körperchen behandelt werden, während über die HERBST'schen Körperchen nur sehr Weniges mitgetheilt wird.

GEBERG weist nur auf die Vertheilung der genannten Körperchen in der Gaumenhaut der Schwimmvögel hin; über ihren Bau berichtet er nur, dass sie darin den Pacini'schen Körperchen am nächsten stehen.

---

[1] Die Nervenendigungen in Tastkörperchen. Archiv für Anat. und Phys. Anat. Abth. 1891.

[2] Über die Innervation der Gaumenhaut bei Schwimmvögeln. Internat. Monatschr. für Anat. und Phys. Bd. X. 1893.

[3] Über den Bau und die Entwicklung der Nervenendigungen im Entenschnabel. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897.

Szymonowicz giebt in seiner Arbeit eine ausführlichere Beschreibung der Herbst'schen Körperchen, im Wesentlichen jedoch fügt er, genau genommen, nichts Neues hinzu zu dem, was bereits früher über dieselben bekannt war. Nach seinen Beobachtungen wird der im inneren Kolben gelegene Achsencylinder von einer besonderen, vollständig homogenen, plasmatischen Schicht umgeben — er liegt in ihr wie der Finger im Handschuhe. Längs dem Rande der genannten Schicht, links und rechts, ist eine Reihe von sechs bis acht Zellen gelagert, die aus einer dünnen Lage Protoplasma und einem verhältnismäßig großen, sehr chromatinarmen Kern bestehen. Die Plasmaschicht hält Szymonowicz für eine Substanz, die zur Verbindung der Tastzellen, resp. der Zellen des inneren Kolbens mit dem Achsencylinder dient (eine Art Kittsubstanz), wobei die zwei Reihen von Zellen, die um den Achsencylinder gelagert sind, nach seiner Meinung dieselbe Rolle erfüllen, wie die Zellen in den Merkel-schen Körperchen.

Das Angeführte ist Alles, was wir im Wesentlichen von den Herbst'schen Körperchen in den Arbeiten von Szymonowicz finden.

Als ich jetzt von Neuem die genannten Körperchen bei den Schwimmvögeln untersuchte, fiel mir in ihnen eine dermaßen eigenthümliche Endigungsweise der Nerven auf, dass die längst feststehende Ansicht über den Bau dieser Körperchen, wie es mir däucht, durchaus umgeändert werden muss.

Bevor ich jedoch die von mir gefundenen Resultate mittheile, halte ich es für nothwendig, die Methoden der Färbung und Fixirung der Präparate zu berühren, da die Möglichkeit, die Beziehung der Nerven zu den zu beschreibenden Körperchen klar zu legen, eng mit ihnen verbunden ist. Zu meinen Untersuchungen bediente ich mich der Gaumenhaut der Hausente und der Gans.

Die Färbung der Nerven erfolgt in einer $^1/_{15}$—$^1/_8$ %igen Lösung von Methylenblau in physiologischer Kochsalzlösung in folgender Weise. Mit Hilfe eines scharfen Rasirmessers wurden möglichst dünne Schnitte aus Stücken der Gaumenhaut angefertigt, die zu diesem Zweck in Holundermark eingeschlossen wurden. Darauf wurden die Schnitte auf einen breiten Objektträger übertragen, dessen Oberfläche vorher mit einigen Tropfen Methylenblaulösung in der oben genannten Koncentration befeuchtet worden war. Auf einem Objektträger placirte ich gewönlich 15—20 Quer- und Flachschnitte: die letzteren wurden dermaßen angefertigt, dass ein Theil der Gaumenhaut über die Kuppe des Fingers gespannt und alsdann von der Epithelseite mit dem Rasirmesser dünne Scheiben abgeschnitten wurden. Die Schnitte dürfen nicht in der Methylenblaulösung schwimmen, sondern von ihr nur leicht benetzt sein. Die Objektträger mit den Schnitten wurden mit einem Uhrschälchen bedeckt und in einen Thermostaten bei einer Temperatur von 34,5—36,0° C. aufgestellt. Nach 5—10 Minuten wurden die Schnitte bei schwacher Vergrößerung durchmustert, wobei die angeführte Zeit gewöhnlich vollkommen für eine recht gute und vollständige Färbung der Nerven in den Schnitten genügte.

Wenn das Verweilen der Schnitte im Thermostaten für die Dauer von 5—10 Minuten sich nicht als genügend erwies und die Nerven schwach gefärbt oder vollkommen ungefärbt geblieben waren, so wurden auf dem Objektträger ein bis zwei Tropfen Methylenblaulösung hinzugefügt und derselbe wiederum für einige Minuten in den Thermostaten gebracht, worauf das Präparat wieder unter dem Mikroskop durchmustert wurde. Wenn jedoch im Präparat nach Verlauf von 5—20 Minuten eine genügende Färbung der Nerven erfolgt, so ist in der Mehrzahl der Fälle nichts mehr von ihm zu erwarten, da wir nach weiterer Einwirkung der Farblösung nur eine Färbung elastischer Fasern, Bündel von Bindegewebsfibrillen u. dergl. hervorrufen. So viel ich beobachten konnte, können wir in der Mehrzahl der Fälle bei Anwendung der oben beschriebenen Färbemethode fast sicher darauf rechnen eine vollkommene Färbung der Nerven zu erhalten. Szymonowicz wandte ebenfalls die zuerst von mir[1] vorgeschlagene und beschriebene Methode der Nervenfärbung an; er unterwarf jedoch seine Präparate einer langdauernden Einwirkung (von $^3/_4$ bis 1 Stunde) der Methylenblaulösung, was man nicht thun darf, sobald man eine gute und reine Färbung erhalten will.

Die zweite Methode, die ich Zwecks einer Nervenfärbung anwandte, bestand darin, dass durch das Herz des Thieres eine $^1/_4$ bis $^1/_2$%ige Methylenblaulösung (nach vorhergehender Erwärmung bis auf 37—38° C.) in die Blutgefäße der vorderen Körperhälfte injicirt wurde. Nach Verlauf von 20—30 Minuten wurde die Gaumenhaut abgelöst und von ihr Schnitte angefertigt, die auf einem mit einer 1/8—1/15 %igen Methylenblaulösung befeuchteten Objektträger ausgebreitet und im Thermostaten nach dem oben angegebenen Verfahren zu Ende geführt wurden.

---

[1] l. c.

Bei Anwendung des eben beschriebenen Verfahrens erhielt ich gewöhnlich eine weit vollkommenere Nervenfärbung als im ersten Fall.

Die gefärbten Präparate fixirte ich auf zweierlei Weise: mit pikrinsaurem Ammonium und nach der Methode von Bethe.

Im ersten Fall wurden die Schnitte in eine gesättigte Lösung von pikrinsaurem Ammonium für 1/2 bis 1 Stunde übertragen, worauf sie in Glycerin, das mit dem gleichen Volumen pikrinsauren Ammoniums versetzt war, eingeschlossen wurden.

Im zweiten Fall verfuhr ich folgendermaßen: ich setzte eine 5—10 %ige Lösung von molybdänsaurem Ammonium an und übertrug die Schnitte auf 12—18 Stunden in dieselbe, ohne sie abzukühlen, oder ihr Wasserstoffsuperoxyd oder Salzsäure zuzufügen. Nach genannter Zeit wurden die Schnitte während 1/2 bis 1 Stunde in destillirtem Wasser ausgewaschen, alsdann in absolutem Alkohol entwässert und nach einander in Bergamottöl und Xylol aufgehellt und endlich in Dammar-Xylol eingeschlossen. In den auf diese Weise fixirten Präparaten blieb die Färbung der Nerven eben so gut erhalten wie auf Präparaten, die durch die Bethe-sche Mischung fixirt waren. Bei Kontrollversuchen mit Fixirungen nach der von mir vereinfachten Fixirungsmethode und nach der reinen Bethe'schen Methode, habe ich außerdem die Beobachtung gemacht, dass in den Präparaten, welche nach letzterer Methode bearbeitet worden waren, die Zellen der Grandry'schen Körperchen stark geschrumpft erschienen und sich sowohl von der Kapsel, als auch von einander abgelöst hatten. — Die Zwischenräume zwischen den Zellen hatten oft das Aussehen breiter Spalten. Eben so geschrumpft erscheinen die Herbst'schen Körperchen, während auf den nach dem vereinfachten Verfahren fixirten Präparaten die genannten Veränderungen nur in seltenen Fällen und auch dann in bedeutend geringerem Grade beobachtet werden konnten. In der Folge habe ich bei Färbungen von sympathischen und spinalen Ganglien der Nerven im Eierstock und anderen Organen mit Methylenblau und bei Fixirung der Präparate nach dem reinen Bethe'schen Verfahren stets Dasselbe beobachtet: nämlich eine recht starke Schrumpfung der sympathischen und spinalen Nervenzellen, der Eifollikel u. A.

Eine derartige unerwünschte Wirkung des Bethe'schen Gemisches auf die Zellen, wie überhaupt auf die Elemente der verschiedenen Gewebe, erkläre ich mir durch die stark sauere Reaktion des Gemisches, in Folge deren wahrscheinlich eine Quellung des Zellplasmas und der leimgebenden Faserbündel etc. stattfindet; die unter der Einwirkung des Gemisches gequollenen Elemente schrumpfen nachträglich bei Einwirkung von Alkohol. Die reine Lösung von molybdänsaurem Ammonium ohne Beimischung von Säuren hat eine schwach saure, fast neutrale Reaktion, in Folge dessen sie auch nicht die Wirkung ausübt wie das Gemisch von Bethe. Die Beimischung von Salzsäure zur Lösung des molybdänsauren Ammoniums erscheint daher nicht nur überflüssig, sondern direkt schädlich. Als unnöthig erweist sich gleichfalls die Beimischung von Wasserstoffsuperoxyd und die Abkühlung der Lösung des molybdänsauren Ammoniums während der ganzen Zeit des Verweilens der Präparate in ihr.

Bethe hält die Beimischung der Säure zu allen, von ihm sosowohl in seiner ersten[1] als auch in den folgenden Abhandlungen zur Fixirung vorgeschlagenen Gemischen für durchaus erforderlich und nur in dem zur Fixirung des Methylenblaus bei Wirbellosen empfohlenen Recept wird nichts von der Säure erwähnt.

Szymonowicz versuchte häufig die Präparate aus der Schnabelhaut der Schwimmvögel direkt in einer 10%igen Lösung von molybdänsaurem Ammonium zu fixiren und erzielte damit gute Resultate. Ich persönlich, sowie alle in meinem Laboratorium Arbeitenden wenden das von mir beschriebene Verfahren der Fixirung an verschiedenen Organen und Geweben der Wirbelthiere bereits länger als seit einem Jahre an, wobei sich das Verfahren einfacher und besser als die übrigen erweist.

Was die niedrige Temperatur (+ 2 und — 2° C.) des Fixirungsgemisches anbetrifft, so halten, so weit mir bekannt, sowohl Bethe selber als auch alle Autoren, die sein Verfahren angewandt haben, sie für eine durchaus nothwendige Bedingung, für eine erfolgreiche Fixation des Methylenblaus. Späterhin erst räth Bethe, geleitet vom Wunsche die großen Unbequemlichkeiten zu beseitigen, die mit der Abkühlung des Gemisches verbunden sind, die gefärbten Präparate vorher in einer Lösung von pikrinsaurem Ammonium (während 10 bis 15 Minuten) zu fixiren, und sie darauf in sein Gemisch, ohne dasselbe abzukühlen, zu übertragen. Meine Beobachtungen zeigen, dass die Abkühlung der Lösung des molybdänsauren Ammoniums keine Rolle bei der Fixirung des Methylenblaus spielt und als eine vollkommen überflüssige und viele Unbequemlichkeiten bereitende (namentlich im Sommer) Manipulation vollständig fallen gelassen werden muss. Die Temperatur der Lösung des molybdänsauren Ammoniums, in der ich meine Präparate fixirte, betrug gewöhnlich + 17, 18 und 19° C.

---

[1] Angaben über ein neues Verfahren der Methylenblaufixation. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895. — Eine neue Methode der Methylenblaufixation. Anat. Anz. XII. 1896.

Um mich endgültig davon zu überzeugen, ob die Färbung der Nerven sich verändert, falls die Fixirung in einer Lösung von molybdänsaurem Ammonium, deren Temperatur + 2 übersteigt, vorgenommen wird, unternahm ich eine Reihe folgender Versuche:

In je zwei Gefäße goss ich eine 5%ige und eine 10%ige Lösung von molybdänsaurem Ammonium (ohne Wasserstoffsuperoxyd und ohne Salzsäure) und legte in dieselben Schnitte von der Schnabelhaut einer Ente oder Gans ein, nachdem ich mich vorher überzeugt hatte, dass in denselben die Nerven in genügendem Maße gefärbt waren. Je ein Glas mit einer 5%igen und einer 10%igen Lösung des molybdänsauren Ammoniums ließ ich bei gewöhnlicher Zimmertemperatur stehen, die beiden anderen Gläser stellte ich in den Thermostaten. Nach 12—18 Stunden bestimmte ich zunächst die Temperatur der Flüssigkeit in den ersten zwei Gläsern — sie schwankte, wie bereits oben angeführt wurde, zwischen + 17, 18 und 19° C. Darauf bestimmte ich die Temperatur der Lösung in den Gläsern, welche in den Thermostat gestellt waren; sie betrug in ihnen im Mittel + 32—38—40° C. Bei Durchmusterung der aus den Gläsern der ersten und zweiten Kategorie entnommenen Präparate unter dem Mikroskop, habe ich die Beobachtung gemacht, dass die Nerven sowohl in den einen, wie in den anderen Präparaten ihre ursprüngliche Färbung vollkommen erhalten hatten. Diese mehrfach wiederholten Versuche zeigen aufs deutlichste, dass die Temperatur wenigstens in der Breite von 17—38—40° C. keine besondere schädliche Einwirkung auf die Färbung der Nerven ausübt, sogar in dem Falle, dass die Präparate bei dieser Temperatur im Verlauf von 12—18 Stunden verbleiben.

Zu dem Gesagten muss ich endlich noch Folgendes bemerken: Ich war oft in der Lage die in der Lösung von molybdänsaurem Ammonium fixirten Präparate in Celloidin einzuschließen; in diesen Fällen wurden die Präparate für 1/4 bis 1 Stunde je nach der

Größe derselben in absoluten Alkohol übertragen, alsdann auf ungefähr dieselbe Zeitdauer in Celloidin, worauf sie auf Kork aufgeklebt und zur Erhärtung des Celloidins schließlich in 70 %igen Alkohol eingelegt wurden. Damit ein längerer Aufenthalt der Präparate im 70 %igen Alkohol keinen schädigenden Einfluss auf die Färbung der Nerven ausübe und keine Entfärbung herbeiführe, musste man sich mit der Anfertigung der Schnitte beeilen. Sobald jedoch, sei es aus Mangel an Zeit oder aus anderen Gründen, es nicht gelang die Schnitte zur rechten Zeit anzufertigen und die Präparate 12 oder 24 Stunden in dem 70 %igen Alkohol verblieben, so erwiesen sich zu dieser Zeit die Nerven bereits stark oder sogar ganz entfärbt. In letzter Zeit ist es mir gelungen auch diese Unbequemlichkeit zu vermeiden, indem die in Celloidin eingeschlossenen Präparate nach Erhärtung des ersteren in 70 %igem Alkohol in Wasser übertragen wurden, worin sie ohne jegliche Gefahr für die Färbung der Nerven 24, 48 Stunden und länger verbleiben können. Nach Verlauf dieser Zeit wurden die Präparate auf dem Mikrotom zerlegt, wobei gewöhnlich die Nerven dieselbe Färbung behalten hatten, die sie vor ihrer Übertragung in die Lösung des molybdänsauren Ammoniums hatten.

Die nach dem von mir modificirten Verfahren von Bethe fixirten Schnitte wurden bisweilen in Alaunkarmin gefärbt.

Das sind die Methoden der Färbung und Fixation der Präparate, die von mir im gegebenen Fall für die Schnabelhaut der Schwimmvögel angewandt worden sind, sowie auch für verschiedene andere Organe angewendet werden.

An den, nach dem angegebenen Verfahren gefärbten und fixirten Präparaten war es möglich einerseits den Charakter der Zellen klarzustellen, welche der Oberfläche der Kapseln in den Herbst'schen Körperchen anliegen, andererseits die Nervenendigungen im inneren Kolben genauer zu studiren. Seit längerer Zeit ist es bekannt und von verschiedenen Autoren (W. Krause, G. Retzius u. A.) beschrieben worden, dass die Hülle der Körperchen aus einem System äußerer Kapseln besteht, die allmählich und unbemerkbar in das System der inneren Kapseln übergeht, wobei der Oberfläche der einen wie der anderen, Kerne, von geringer Menge Protoplasma umgeben, anliegen. In der Litteratur habe ich nun keine Hinweise darauf gefunden, ob die genannten Zellen zu den Pflasterepithelzellen (Endothelzellen), wie sie sich in den Pacini'schen Körperchen finden, oder zu einer anderen Art Zellen gehören.

Bei Behandlung der Schnitte aus der Schnabelhaut mit Methylenblau im Verlauf einer längeren Zeit (20—30 Minuten), als es zur Nervenfärbung erforderlich ist, gelingt es die genannten Zellen zu färben und damit ihre Zugehörigkeit sowie ihre Beziehungen zu den Kapseln zu bestimmen.

Auf Quer- und Längsschnitten durch die Körperchen, sowie auch auf Körperchen, die in toto geblieben (unzerschnitten) sind, erscheint es zur Evidenz, dass alle Zellen, die der Oberfläche der Kapseln anliegen, als Bindegewebszellen angesehen werden müssen. Der Körper einer jeden Zelle hat gewöhnlich das Aussehen eines dünnen eckigen Plättchens (Figg. 1, 2 und 3 *D*), in welchem bald im Centrum, bald näher zum Rande hin ein recht großer, runder oder ovaler Kern gelegen ist. In der Mehrzahl der Fälle färbt sich der Kern mit Methylenblau intensiver als das Plasma der Zelle, bisweilen jedoch wird auch das Umgekehrte beobachtet. Von den Ecken des Körpers genannter Zellen entspringen viele (von vier bis acht) membranöse Fortsätze, die unter allmählicher Theilung in eine bedeutende Anzahl äußerst dünner, stellenweise rosenkranzförmig verdickter Ästchen zerfallen (Figg. 1, 2 und 3). Die Länge der Fortsätze ist verschieden: einige von ihnen erscheinen kurz, andere dagegen haben das Aussehen äußerst dünner und varicöser Fäden, in Folge dessen sie in einem gewissen Grade an die Endverzweigungen von Dendriten der Nervenzellen erinnern. Der Körper der Zelle liegt der Kapseloberfläche dicht an, ihre Fortsätze verlaufen jedoch in verschiedenen Richtungen: die einen ziehen längs der Oberfläche einer zugehörigen Kapsel, andere dringen wahrscheinlich zwischen die Bündel der Bindegewebsfasern der Kapseln und begeben sich nach außen, wieder andere durchziehen den kapillaren Raum zwischen den einzelnen Kapseln und bilden eine Art von Brücken. Die dünnen Verzweigungen der Zellfortsätze, die auf den Oberflächen aller, die Hülle eines Körpers bildenden Kapseln gelegen sind, anastomosiren mit einander und bilden ein mehr oder weniger dichtes Netz. Eine derartige Beziehung der Zellen zu den Kapseln und zu einander tritt sowohl auf Schnitten durch die Körperchen, als auch auf den in toto gebliebenen (wie dieses häufiger auf diesen Schnitten der Fall ist) hervor.

Die Körper der mit Fortsätzen versehenen Zellen erscheinen natürlich in größerem oder geringerem Grade gebogen, in Folge der koncentrischen Anordnung der Kapseln selber, wobei die vom Körper einer jeden Zelle gebildete Wölbung um so größer sein wird, je näher dieselbe zum inneren Kolben gelegen ist. Die an der Oberfläche der am meisten nach innen zu gelegenen und den Innenkolben begrenzenden Kapseln gelegenen Zellen erscheinen rinnenförmig gebogen, wobei ihre sich an der Oberfläche der Kapsel selber verästelnden Fortsätze häufig mehrere Male den inneren Kolben umkreisen (Fig. 1 *B*). Bisweilen vereinigen sich mehrere Zellen, welche der Oberfläche der am meisten nach innen zu gelegenen Kapseln anliegen, mit ihren Fortsätzen und bilden um den Innenkolben resp. um die Zellen des Kolbens eine Art Zellenkorb (Fig. 2).

Die beschriebenen Zellen unterscheiden sich überhaupt durchaus nicht von den Bindegewebszellen und ähneln, wie es mir scheint, am meisten den Bindegewebszellen der Subst. propria der Hornhaut.

Die auf Durchschnitten spindelförmig erscheinenden Zellen wurden bisher für Endothelzellen gehalten (in den Pacini'schen Körperchen), in Wirklichkeit jedoch müssen sie den flachen mit Fortsätzen versehenen Zellen des Bindegewebes zugezählt werden.

Im inneren Kolben der Körperchen sind, wie bekannt, besondere Zellen (»Kolbenzellen«) gelagert (in der Mehrzahl der Fälle in zwei Reihen), die den Achsencylinder umgeben. Zu dem bereits längst von diesen Zellen Bekannten kann ich nur Folgendes hinzufügen. Bisweilen, besonders nach länger dauernder Einwirkung des Methylenblaus, färben sich recht intensiv feine Körnchen (Granula) im Zellkörper, die den Körnchen vollkommen analog sind, welche beständig in allerlei Arten von Nervenzellen gefunden werden. Die Kerne der Zellen bleiben in diesen Fällen vollkommen ungefärbt oder aber nehmen eine blaue Färbung an. Die Anwesenheit der Körnchen in den Zellen giebt die Möglichkeit in die Hand mit Leichtigkeit konstatiren zu können, dass sie sowohl den Achsencylinder umgeben, als auch seine keulenförmige oder knopfförmige Endigung im Kolben.

Zu einem Pol eines jeden Körperchens tritt eine mehr oder weniger dicke markhaltige Nervenfaser, welche sich, einer bereits längst feststehenden Ansicht gemäß, in den Innenkolben begiebt, auf diesem Wege die Markscheide verliert und in Gestalt eines nackten Achsencylinders durch den Achsentheil des Kolbens hindurchzieht — bis hart zu dem entgegengesetzten Ende desselben, wo sie mit einer knopfförmigen oder keulenförmigen Anschwellung endigt.

Bei der Durchmusterung meiner Präparate habe ich die Beobachtung gemacht, dass in einem Fall, häufiger nach länger andauernder Einwirkung des Methylenblaus, der im Innenkolben gelegene Abschnitt des Achsencylinders in Gestalt einer dicken Faser erscheint, im anderen Fall er umgekehrt das Aussehen eines bisweilen äußerst dünnen Fadens hat. Bei genauerer Betrachtung des Achsencylinders, besonders mit starken Vergrößerungen (homog. Imm. 1,5 Apert. 1,30, Oc. 12 mm), war es im ersten Fall nicht schwer zu konstatiren, dass er aus zwei Theilen zusammengesetzt ist: einer Achsenfaser und einer dieselbe umgebenden peripherischen Schicht (Figg. 1, 3 und 4). Die Achsenfaser erscheint nicht selten längsgestreift und besteht aus einer großen Anzahl feinster Fibrillen, die so dicht bei einander gelagert sind, dass zwischen ihnen kaum bemerkbare Zwischenräume verbleiben. In Methylenblau färben sich die Fibrillen viel intensiver als die peripherische Schicht, in Folge dessen die Achsenfaser sich bald mehr bald weniger von letzterer abhebt. Am Ende des Achsencylinders entfernen sich die Fibrillen weiter von einander als es in der Achsenfaser selber der Fall ist, wobei sie gleichzeitig sich häufig winden und durchflechten, wodurch sie eine Art Pinsel oder eine sogenannte Endanschwellung bilden (Fig. 3 *B*). Eine derartige Zusammensetzung der Endanschwellung des Achsencylinders tritt sowohl an optischen Längs- als auch Querschnitten deutlich hervor, — im Fall diese, wie es häufig auf dicken Schnitten geschieht, in toto erhalten und mit dem oberen Pol dem Beobachter zugekehrt sind. Was den peripherischen Theil des Achencylinders anbetrifft, so besteht derselbe aus einer homogenen strukturlosen Substanz, die in einer ziemlich dicken Schicht den Achsencylinder in seiner ganzen Ausdehnung umgiebt, und sämmtliche Zwischenräume zwischen den Fibrillen ausfüllt; in Methylenblau färbt sie sich mehr oder weniger intensiv, jedoch in der Mehrzahl der Fälle bedeutend schwächer als der Achsenfaden (Figg. 3 *A*, *C*, *D*, *E*). Selten konnte man in ihr noch die Anwesenheit von äußerst kleinen Körnchen feststellen (Figg. 3 *D* und *E*). Je länger die Einwirkung der Methylenblaulösung auf die Präparate andauerte, um so stärker färbt sich die peripherische Schicht des Achsencylinders und Hand in Hand damit verschwindet auch allmählich die scharfe Grenze zwischen ihr und der Achsenfaser, wobei jener in diesem Falle als eine dicke Faser erscheint. Auf Präparaten, die, wenn man sich so ausdrücken darf, in Methylenblau nicht überfärbt sind, bleibt die, den peripherischen Theil des Achsencylinders bildende Substanz vollkommen ungefärbt, während der centrale Theil desselben das Aussehen eines dünnen, intensiv blau gefärbten Fadens enthält (Figg. 1 *B*, 4, 10, 14 *A*, *C*, *D*). Die beschriebene Substanz setzt sich auch, so viel ich sehen konnte, auf die Endanschwellung des Achsencylinders fort, wo sie sich zwischen den Fibrillen vertheilt — als verbände sie dieselben — und außerdem noch die Anschwellung selber in dünner Schicht umgiebt. Indem die genannte Substanz zwischen den Fibrillen und um die Endverzweigungen des Achsencylinders gelagert ist, verleiht sie demselben, wie es mir scheint, die eigenartige Keulen-, Knopfform u. dergl. Auf diese Weise treten in dem, im inneren Kolben gelegenen Abschnitt des Achsencylinders mehr oder weniger scharf hervor: der aus Fibrillen zusammengesetzte Achsenfaden und eine an seiner ganzen Peripherie gelegene ziemlich dicke Schicht einer homogenen, augenscheinlich strukturlosen Substanz (Mantel des Achsencylinders); letztere nimmt dessgleichen alle Zwischenräume zwischen den Fibrillen ein. SZYMONOWICZ giebt der genannten homogenen Substanz die Benennung »Plasmascheide« und hält sie augenscheinlich für eine besondere Substanz, für eine Art Kittsubstanz, wobei er die Vermuthung ausspricht, dass sie dazu dient, um eine enge Verbindung zwischen den Zellen des Kolbens (Tastzellen) und dem Achsencylinder selber herzustellen; mit anderen Worten, er hält die Plasmascheide für etwas vom Achsencylinder Gesondertes. So viel ich auf Grundlage meiner Präparate beurtheilen kann, ist die Substanz, die den Achsencylinder (oder richtiger den Achsenfaden) umgiebt, kontinuirlich mit dem Achsencylinder verbunden und ist nichts Anderes als ein Bestandtheil des letzteren oder die sogenannte interfibrilläre Substanz. In dem inneren Kolben der HERBST'schen Körperchen erscheinen die zwei beständigen Bestandtheile des Achsencylinders — die Fibrillen und die interfibrilläre Substanz — schärfer von einander gesondert, als es im Übrigen, außerhalb des Innenkolbens gelegenen Verlauf der Nervenfaser der Fall ist. Die Fibrillen nähern sich hier, legen sich zu einem mehr oder weniger dünnen Bündel zusammen — Achsenfaser — während eine gewisse Menge interfibrillärer Substanz zur Peripherie gedrängt wird und um die Achsenfaser eine Art Mantel bildet (»Plasmascheide« von SZYMONOWICZ).

Eine derartige Vertheilung der Fibrillen und der interfibrillären Substanz ist bereits längst von vielen Autoren, unter anderen auch von mir beschrieben worden und wird in verschiedenen Endapparaten, z. B. in den motorischen Nervenapparaten, in den Genitalnervenkörperchen etc. beobachtet.

Außer dem Beschriebenen kann man auf vielen Präparaten sehen, dass von der interfibrillären Substanz, auf dem ganzen Verlauf des Achsencylinders im Innenkolben, nach allen Seiten unter rechten oder spitzen Winkeln eine Menge kurzer, zuweilen sich verästelnder, Seitensprossen abgeht, deren Basis häufig verbreitert erscheint, in Folge dessen sie das Aussehen von Dornen erhalten (Fig. 3 *C* und *D*). Verfolgt man das weitere Schicksal dieser dornenartigen Seitensprossen, so ist es nicht schwer sich davon zu überzeugen, dass sie nur die Zellen des Innenkolbens erreichen, sich wie Keile zwischen die letzteren einschieben und augenscheinlich hier mit zugespitzten Enden endigen (Fig. 3 *D*). Das Methylenblau färbt die genannten Seitensprossen, ähnlich der interfibrillären Substanz, mehr oder weniger intensiv, in Folge dessen sie mehr oder weniger deutlich hervortreten. Bereits SZYMONOWICZ hat die Aufmerksamkeit auf die genannten Seitensprossen gelenkt; er nennt sie einfach »Streifen« und sagt unter Anderem, dass sie vom Achsencylinder ausgingen, seine Plasmascheide durchsetzten und bis hart an den Rand oder den Kern der Zellen des Innenkolbens sich erstrecken. Welchem Zweck die von ihm beschriebenen Streifen dienen — darauf giebt SZYMONOWICZ keine Antwort »denn dieselben sind sehr undeutlich und treten nicht in jedem Präparate auf«. Nichtsdestoweniger sagt SZYMONOWICZ, da er seine »Plasmaschicht« für eine besondere Art Kittsubstanz hält, von den genannten Streifen Folgendes: »Ob die durch die Kittsubstanz verlaufenden Streifen nicht etwa Kommunikationswege darstellen und nicht eine zu diesem Zwecke differenzirte Substanz bilden, kann bei der Benutzung der gegenwärtigen Untersuchungsmittel kaum entschieden werden.« Aus meinen Beobachtungen ist es ersichtlich, dass die Streifen von SZYMONOWICZ nichts Anderes vorstellen als Seitensprossen der interfibrillären Substanz, die den centralen Theil des Achsencylinders umgiebt. Ausgehend von der Thatsache, dass in allen Nervenendapparaten, in denen eine scharfe Scheidung der Fibrillen des Achsencylinders von der interfibrillären Substanz stattfindet, eine derartige Sonderung auch in jedem durch Theilung des ersteren entstandenen Endästchen beobachtet wird, setzte ich voraus, dass auch in dem gegebenen Fall dieselbe Erscheinung vor sich geht. Bei genauer Beobachtung der Präparate gelang es mir in der That zu konstatiren, dass von dem fibrillären Theil des Achsencylinders unter verschiedenen Winkeln sich feine Fäden abzweigen, die sich häufig gabelförmig in noch feinere Fädchen theilen, in den Seitensprossen der interfibrillären Substanz gelagert sind und mit ihr in die Zwischenräume zwischen den Zellen des Innenkolbens eindringen (Fig. 3 *C*, *D*, *E* und Fig. 4). Ein derartiges Verhalten der Fäden tritt besonders deutlich auf optischen Querschnitten der Körperchen hervor (Fig. 5). Die genannten Fädchen färben sich in der That in Methylenblau ziemlich schwer und sind selten auf dem ganzen Verlauf des Achsencylinders durch den Innenkolben sichtbar, nichtsdestoweniger sind sie, wie es auch auf den beigegebenen Figg. 3, 4 dargestellt ist, in vielen Körperchen in größerer oder geringerer Zahl sichtbar. — Öfters findet man Körperchen, in denen man bemerken kann, dass einige von den beschriebenen Fädchen nur auf eine bestimmte Strecke gefärbt sind und die Schicht der interfibrillären Substanz, welche die Achsenfaser umgiebt, nicht überschreiten (Fig. 3 *D* und *E*), oder aber es erscheint nur die Achsenfaser sammt den von ihr abgehenden Seitenfädchen gefärbt (Fig. 4). Was die Endanschwellung des Achsencylinders anbetrifft, die, wie oben erwähnt worden ist, ein pinselförmiges Aussehen hat, so gehen auch von ihr viele sich verästelnde kurze Fäden ab, die sich in Form einer Fontaine in verschiedener Richtung ausbreiten und in die Zwischenräume zwischen den, das Ende des Achsencylinders umgebenden Zellen des Kolbens eindringen (Fig. 3 *A* und Fig. 4). Auf Grund meiner Beobachtungen endigt der Achsencylinder im Innenkolben folgendermaßen: nach seinem Eintritt in den Innenkolben giebt er auf seinem ganzen Verlauf (eingeschlossen sein verdicktes Ende) eine Menge feiner, kurzer, häufig sich wiederholt theilender Seitenäste (Sprossen) ab, die zwischen den Zellen des Kolbens endigen. Die genannten Äste entspringen vom Achsencylinder unter verschiedenen Winkeln und bestehen aus Fibrillenbündeln, die von einer dünnen Schicht interfibrillärer Substanz umgeben sind.

Zu Gunsten der Existenz der von mir beschriebenen Seitensprossen sprechen die Beobachtungen von Retzius[1] an den Pacinischen Körperchen im Mesenterium der Katze. Bei Anwendung der Golgi'schen Methode hat dieser hervorragende Forscher bereits im Jahre 1894 die genannten Sprossen bemerkt und in einer soeben erschienenen Arbeit seine Beobachtungen bestätigt. Er vergleicht sie mit den feinen Sprossen (Dornen), die von den Dendriten der Pyramidenzellen der Hirnrinde und den Purkinje'schen Zellen abgehen, und schreibt: »jedenfalls ist zu beachten, dass die Seitensprossen nicht mittels anderen Methoden, v. A. nicht mittels der Methylenblaufärbung nachgewiesen worden sind«. Da an den nach Golgi behandelten Präparaten die Struktur der Nervenelemente nicht sichtbar ist, so ist es verständlich, dass auch Retzius die von mir beschriebene Zusammensetzung des Achsencylinders so wie der von ihnen abgehenden Seitensprossen nicht hat konstatiren können.

---

[1] G. Retzius, Biolog. Untersuchungen. N. F. Bd. VI. 1894. — Biolog. Untersuchungen. N. F. Bd. VIII. 1898.

Derartige Seitensprossen sind auch von Timofeew beschrieben worden, in den in Methylenblau gefärbten Pacini'schen Körperchen der Prostata.

Nach allem Gesagten entsteht unwillkürlich die Frage — wie denn ihrerseits die Nervenästchen endigen, die zwischen den Zellen des Kolbens gelagert sind? Eine definitive Antwort ist auf diese Frage zur Zeit sehr schwer zu geben, wenigstens in Bezug auf die Herbst'schen Körperchen wegen der Feinheit der Ästchen selber und der unbedeutenden Größe der Zellen des Kolbens. Auf Grund jedoch von noch nicht im Druck erschienenen Beobachtungen von mir und cand. rer. nat. K. Willanen[1] an Grandry'schen Körperchen lasse ich als Vermuthung zu, dass die Fibrillen, welche die genannten Ästchen bilden, in enger und unmittelbarer Verbindung mit dem Protoplasma der Zellen des Innenkolbens stehen; die letzteren müssen daher, in Übereinstimmung mit früheren Beobachtungen F. Merkel's, als echte sensible peripherische Nervenzellen angesehen werden.

Damit sind jedoch meine Beobachtungen an den Endigungen der Nerven in den Herbst'schen Körperchen noch nicht erschöpft. Außer der, im Achsentheil des Innenkolbens gelegenen und zwischen den Zellen, oder, wie ich voraussetze, in die Zellen selber des Kolbens endigenden Nervenfaser, tritt zum Pol eines jeden Körperchens mit der ersten Faser noch eine zweite, die sich in Methylenblau bedeutend schwieriger als die erste färbt und desswegen nicht auf allen sondern nur auf einigen Schnitten sichtbar ist (Figg. 6 bis 12).

Diese Faser erscheint viel dünner als die erstere und erhält eine Markscheide erst in einer großen Entfernung vom Körperchen. Nicht selten gelangen zu einem Körperchen zwei dünne Fasern, wobei die eine in diesen Fällen als dünner varicöser Faden erscheint, der zuweilen eng der ersten dicken Faser anliegt und häufig sogar sich um sie windet. Es gelang mir diese zweite dünne Faser auf weite Strecken zu verfolgen und zu konstatiren, dass sie nur ein Ästchen darstellt, hervorgegangen aus einer Theilung der dickeren Faser weit vor deren Eintritt in den inneren Kolben (Fig. 7).

---

[1] Nach meinen und K. Willanen's Beobachtungen endigen in den Grandry'schen Körperchen zweierlei Arten von Nervenfasern. Die einen, dicke markhaltige Fasern, treten in das Körperchen ein und verlieren die Markscheide, wobei ihr Achsencylinder zwischen die Zellen des Körperchens eindringt, sich abplattet und die Form einer Scheibe annimmt (Tastscheibe Ranvier's). Die Fibrillen, aus denen er besteht, stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Protoplasma der Tastzellen. Die Fasern der zweiten Art, dünne, markhaltige Fasern, dringen, nach Verlust der Markscheide, unter die Hülle eines Körperchens und endigen auf der äußeren Oberfläche der Tastzellen in Gestalt eines Netzes, resp. umflechten die genannten Zellen von außen.

Gewöhnlich erreicht die erwähnte Faser mit der ersteren dicken, markhaltigen Faser den Anfang des Innenkolbens, wo sie sofort in mehrere mehr oder weniger dünne varicöse Fädchen zerfällt (Figg. 6, 7, 8, 9 und 12). Die genannten Fasern begeben sich an die Peripherie des Innenkolbens, d. h. mit anderen Worten, verlaufen zwischen der letzten Kapsel und den Kolbenzellen und zerfallen schließlich in der Nähe des blinden Endes des Kolbens in viele sehr dünne Fädchen (Figg. 6, 7, 8, 9 und 12). Alle Fäden, die durch Theilung aus der genannten Faser entstehen, geben auf ihrem ganzen Verlauf eine ungeheuere Menge feiner Seitenfädchen ab, welche sich von Neuem vielfach theilen, sich verflechten und unter einander verbinden, in Folge dessen sie zum Schluss ein äußerst dichtes Netz bilden (Figg. 6, 7, 8, 9). Die Fädchen genannten Netzes erscheinen häufig mit verschieden großen runden oder spindelförmigen Varicositäten besetzt, wobei im Falle ungenügender Färbung des Netzes viele der Fädchen (Fig. 12) frei mit größeren oder kleineren Verdickungen zu endigen scheinen. Beim Studium des Verhaltens der Fädchen des genannten Netzes zu den Zellen des Kolbens auf Quer- und Längsschnitten ist es äußerst schwer die Frage zu entscheiden — ob sie den Innenkolben nur von der Peripherie umspinnen oder aber von allen Seiten, d. h. zwischen die Zellen des Kolbens eindringen. Bisweilen trifft man Bilder an, wie aus Figg. 6, 7, 8 *B* und *C*, 9 und 13 ersichtlich, die mehr zu Gunsten einer peripherischen Ausbreitung des Netzes sprechen, bisweilen jedoch erscheint es umgekehrt, als wären die Zellen des Kolbens von allen Seiten vom Fasernetz umsponnen. Auf Grund meiner Präparate bin ich jedoch mehr geneigt anzunehmen, dass die Endverästelungen der genannten Fasern nur an der Peripherie der Kolbenzellen gelagert sind. In Betreff der Fäden, in welche die dünne Faser beim Eintritt in den Innenkolben zerfällt, muss bemerkt werden, dass sie in einigen Fällen bis an das blinde Kolbenende angelangt, umbiegen und beinahe bis zur Eintrittsstelle in den Kolben zurückverlaufen, um darauf wieder in umgekehrter Richtung zu verlaufen, wobei sie sich schraubenförmig um die Zellreihen des Kolbens winden (Fig. 11).

In der Regel bleibt in den Fällen, in welchen die genannte Faser mit ihren Endverzweigungen gefärbt erscheint, der Achsencylinder der anderen, im Achsentheil des Innenkolbens gelegenen Faser ungefärbt; nebenbei jedoch trifft man Körperchen an, in dessen Innenkolben mehr oder weniger deutlich die Endigungen beider Arten von Fasern sichtbar sind. Die Existenz irgend welchen unmittelbaren Zusammenhanges der Endverzweigungen beider Arten von Fasern ist mir zu beobachten nicht gelungen. —

Auf diese Weise endigen im Innenkolben eines jeden HERBST'schen Körperchens, wie es aus meinen Beobachtungen ersichtlich, zwei Nervenfasern: eine dicke Faser, die im Achsentheil des Innenkolbens gelegen ist und eine Menge kurzer und dünner Seitenäste abgiebt, welche ihrerseits zwischen die Zellen des Kolbens eindringen und aller Wahrscheinlichkeit nach im Plasma der Zellen selber endigen. Die andere Faser erscheint dünner als die erstere, tritt in den inneren Kolben ein und zerfällt in eine bedeutende Anzahl dünner Fädchen, die alle Zellen des Innenkolbens umflechten. Welche Rolle in der Aufnahme und Übergabe gewisser Empfindungen eine jede von diesen Fasern spielt — müssen spätere Beobachtungen klar stellen.

Die von mir beschriebene Endigungsweise der Nerven erscheint nicht als vereinzelt in ihrer Art. D. TIMOFEEW[1] fand in der äußeren bindegewebigen Hülle der Prostata und in ihrem Gewebe selber (beim Hunde und bei der Katze) besondere eingekapselte Körperchen, in denen, so wie in den HERBST'schen Körperchen zwei Fasern endigen: der Achsencylinder der einen dicken Faser liegt im Innenkolben, hat die Gestalt eines Bandes und endigt mit einer knopfförmigen Anschwellung. Was die andere dünne Faser anbetrifft, so zerfällt ihr Achsencylinder in eine Menge Fäden, die im inneren Kolben an dessen Peripherie ein engmaschiges Geflecht um die erste Faser bilden. Die Endigung beider Arten Fasern sind, nach der Meinung von TIMOFEEW von einander durch eine Schicht körniger, kernhaltiger Masse getrennt, aus welcher der Innnenkolben besteht. TIMOFEEW ist es nie gelungen den Abgang von Seitenästen vom Achsencylinder der dicken Faser in die genannte Masse zu beobachten. Mir scheint es, dass die von TIMOFEEW beschriebenen Körperchen und die HERBST'chen Körperchen zu einem und demselben Typus von Endkörperchen gehören und dass, aller Wahrscheinlichkeit nach, bei sorgfältigerer Untersuchung und einer vollkommeneren Färbung der Nerven sowohl die Zusammensetzung der körnigen Masse aus Zellen als auch die von mir beschriebene Beziehung der dicken Faser zu den Zellen konstatirt werden könnte. Mehr noch, ich lasse es zu, dass die PACINI'schen Körperchen und andere, dem Bau nach ihnen nahestehende, nach der Art der Nervenendigung in ihnen, in eine Gruppe mit den HERBST'schen Körperchen zu stellen sind. Zu Gunsten dieser Ansicht spricht zum Theil die Beobachtung von RETZIUS[1] an den VATER-PACINI'schen Körperchen der Katze. Ob die von mir ausgesprochene Vermuthung richtig ist oder nicht, — das werden natürlich weitere Untersuchungen lehren.

---

[1] Über die Endigungen der Nerven in den männlichen Geschlechtsorganen der Säugethiere und des Menschen. Diss. Kasan 1896. (Russisch.)

Am Schlusse meiner Abhandlung angelangt, muss ich hinzufügen, dass nicht selten der Achsencylinder der dicken Faser, nach seinem Eintritt in den inneren Kolben, sich sofort gabelförmig in zwei Äste von gleicher oder verschiedener Länge theilt, die nach verschiedenen Richtungen aus einander gehen. In solchen Fällen nimmt das ganze Körperchen, wie aus Fig. 14 *A* und *D* ersichtlich, eine unregelmäßige, bisweilen herzförmige Gestalt an, wobei jeder Ast gewöhnlich seinen eigenen inneren Kolben hat. Außerdem trifft man häufig Körperchen an, in denen der Achsencylinder, auf seinem Verlauf im inneren Kolben, einen oder mehrere kurze Seitenäste unter rechtem oder spitzen Winkel abgiebt, oder aber derselbe sich in kurzer Entfernung von dem, dem Eintritt gegenüberliegenden, Ende des Innenkolbens gabelförmig in zwei kurze Ästchen theilt (Fig. 14 *B* und *C*). In diesen Fällen hat jedes Ästchen wieder einen eigenen inneren Kolben, oder mit anderen Worten: derselbe theilt sich mit der Theilung des Achsencylinders. Die beschriebenen Körperchen können zum Unterschiede von den anderen — zusammengesetzte HERBST'sche Körperchen genannt werden. Was die Endigungsweise jener Verästelungen anbetrifft, in denen die dünnen Nervenfasern in diesen zusammengesetzten Körperchen zerfallen, so ist es mir mehrfach gelungen zu beobachten, dass sie in jedem einzelnen Innenkolben vorhanden sind und sich eben so zu den Zellen des Kolbens verhalten, wie in den einfachen HERBST'schen Körperchen.

Zum Schluss bleibt mir noch übrig hinzuzufügen, dass im Verlauf der dicken Nervenstämmchen häufig kleine sympathische Ganglien und einzelne Zellen gelagert sind. Sowohl jene wie diese liegen in der Regel in den tiefen Schichten der Haut des harten Gaumens, wobei die Nervenfortsätze der Zellen sich zu den Blutgefäßen begeben.

---

[1] l. c.

St. Petersburg, im März 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII und XXIII.

Fig. 1 *A*, *B*, *C*. Herbst'sche Körperchen. *a*, Außenkolben; *b*, Innenkolben; *c*, Achsencylinder. *A* und *C*, sternförmige Zellen (*d*), die der Oberfläche der Kapseln anliegen. *B*, sternförmige Zellen (*d*), welche der am meisten nach innen zu gelegenen Kapsel anliegen; *e*, Kerne der Zellen des Innenkolbens. Fig. *C* ist bei Vergrößerung mit Obj. 6, alle übrigen Figuren sind bei Vergrößerung mit Obj. 8 a Reichert gezeichnet worden.

Fig. 2. Ein Herbst'sches Körperchen. *a*, Außenkolben; *b*, Innenkolben; *c*, dicke, markhaltige Nervenfaser; *d*, sternförmige Zellen, welche der Oberfläche der innersten Kapsel anliegen und gleichzeitig mit ihren Fortsätzen den Innenkolben umflechten. Obj. IX. Reichert.

Fig. 3 *A*, *B*, *C*, *D* und *E*. Herbst'sche Körperchen. *a*, Außenkolben; *b*, Innenkolben; *c*, sternförmige Zellen; *d*, Zellen des Innenkolbens. *A*, der Achsencylinder (*e*) besteht aus der Achsenfaser und ist von einer Schicht interfibrillärer Substanz umgeben; von der keulenförmigen Anschwellung des Achsencylinders gehen feine Fäden ab und dringen in die Zwischenräume zwischen den Zellen des Kolbens ein. Obj. 8 a. Reichert. *B*, optischer Querschnitt eines Körperchens; es ist die Zusammensetzung der Endanschwellung des Achsencylinders aus feinsten Fibrillen sichtbar. *C*, von der Achsenfaser des Achsencylinders entspringen sich theilende Seitenästchen, wobei sowohl die letzteren als auch die Fasern von einer Schicht interfibrillärer Substanz umgeben sind. Obj. Apochrom. Zeiss 4,0. *D*, eine Achsenfaser und die dieselbe in Form eines Mantels umgebende dicke Schicht interfibrillärer Substanz, welche leicht körnig erscheint. Von der Achsenfaser lösen sich Fäden ab, die in die Zwischenräume zwischen den Zellen des Kolbens eindringen; einige Fäden haben sich nur auf eine gewisse Entfernung gefärbt und treten nicht aus dem Bereich des Mantels heraus. Obj. IX. Reichert.

Fig. 4. Ein Herbst'sches Körperchen. In Methylenblau hat sich bloß die Achsenfaser (*a*) und ihre Endanschwellung mit den von ihnen abgehenden Seitenfäden gefärbt. Obj. 8 a. Reichert.

Fig. 5. Ein Querschnitt durch ein Herbst'sches Körperchen; sichtbar sind die von der Achsenfaser abgehenden Seitenfäden, die in die Zwischenräume zwischen den Kolbenzellen eintreten. Obj. 8 a. Reichert.

Fig. 6. Ein Herbst'sches Körperchen mit der im Innenkolben endigenden dicken (*a*) markhaltigen Faser und der an der Peripherie des Kolbens sich verzweigenden dünnen, marklosen, Faser (*b*). Obj. IX. Reichert.

Fig. 7. Eine feine Nervenfaser theilt sich vor dem Eintritt in ein Herbst-sches Körperchen in zwei Äste (*a* und *b*), welche sich an der Peripherie des

Innenkolbens verzweigen und ein dichtes Netz bilden; *c*, der in Methylenblau schwach gefärbte Achsencylinder der dicken markhaltigen Faser. Obj. IX. Reichert.

Fig. 8 *A*, *B* und *C*. Herbst'sche Körperchen, an der Peripherie des Innenkolbens verzweigen sich dünne Nervenfasern (*a*) und bilden um denselben ein Netz; *b*, flache Zellen, die der Nervenfaser anliegen. Auf der Fig. *C* ist das Körperchen mit seinem Pol dem Beobachter zugekehrt; die Verzweigungen der dünnen Faser, die das blinde Ende des Innenkolbens umflechten, sind dunkler gezeichnet als die den übrigen Theil des Kolbens umgebenden Fäden. Fig. *A* ist bei Vergrößerung mit Obj. IX, Fig. *B* und *C* bei Vergrößerung mit Obj. 8 a Reichert gezeichnet worden.

Fig. 9. Der obere Pol des in Fig. 8 *C* dargestellten Körperchens, gezeichnet bei einer Vergrößerung mit hom. Imm. Zeiss 1,5 mm, Apert. 1,30, Oc. 4.

Fig. 10. Eine dicke markhaltige Faser (*a*), welche im Innenkolben eines Herbst'schen Körperchens endigt; am blinden Ende des Kolbens ist nur ein Theil des denselben umflechtenden Nervennetzes sichtbar, der übrige Theil sowie die dünne Nervenfaser haben sich in Methylenblau nicht gefärbt. Obj. 8 a. Reichert.

Fig. 11 *A* und *B*. Eine dünne Nervenfaser (*a*) verzweigt sich an der Peripherie des Innenkolbens Herbst'scher Körperchen, wobei viele Fäden, die aus ihrer Theilung hervorgegangen, nach Erreichung des blinden Endes des Kolbens, rückwärts bis zum entgegengesetzten Ende verlaufen, darauf sich wieder nach oben begeben etc. Obj. 8. Reichert.

Fig. 12. Eine dünne Nervenfaser (*a*) zerfällt, nachdem sie den Innenkolben eines Herbst'schen Körperchens erreicht hat, in zwei Ästchen, welche an der Peripherie des Kolbens hinziehen und auf ihrem Verlauf eine Menge Seitenäste abgeben. Einige von den letzteren haben sich nicht auf dem ganzen Verlauf gefärbt und scheinen frei zu endigen. Obj. IX. Reichert.

Fig. 13. Ein optischer Schnitt durch ein Herbst'sches Körperchen, aus dem ersichtlich ist, dass die Nervenfäden, welche den Innenkolben umflechten, an dessen Peripherie gelagert sind. Obj. 8 a. Reichert.

Fig. 14 *A*, *B*, *C* und *D*. Verschiedene Formen zusammengesetzter Herbst'scher Körperchen mit zwei Innenkolben. Obj. 6. Reichert.

Alle Zeichnungen sind mit Hilfe des Zeichenprismas angefertigt von Präparaten aus der Haut des harten Gaumens der Hausente.

Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern.

Von

Boris Sukatschoff
stud. rer. nat.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit Tafel XXIV—XXVI und einer Figur im Text.

In den letzten Jahren (1892, 1894, 1896, 1898) untersuchte Professor O. BÜTSCHLI den feineren Bau verschiedener nichtzelliger, quellbarer Stoffe des Organismus; als ich im Sommer-Semester 1897 in dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg unter seiner Leitung arbeitete, empfahl er mir, seine Studien fortzusetzen und zu erweitern durch Untersuchungen über den feineren Bau der Hornfasern der Spongien, der Cuticulae verschiedener Würmer und des Chitinpanzers der Crustaceen; später zog ich auch, auf Grund gelegentlicher Beobachtungen, die Kokons von Nephelis vulgaris Mq. Tnd. in den Kreis der Untersuchung. Im Folgenden will ich die Resultate dieser Untersuchungen mittheilen, welche fast alle nur als Bestätigung und Erweiterung der von BÜTSCHLI früher und in dem jüngst erschienenen Werke »Über Strukturen« ausgesprochenen Anschauungen dienen können. Alle von mir untersuchten Objekte zeigten eine feinwabige Struktur, die meistens recht klar und sicher festzustellen war. Die Untersuchungsmethoden sollen in jedem einzelnen Falle angegeben werden.

I. Die Hornfasern von Hircinia[1].

(Taf. XXIV, Fig. 1—6, Taf. XXVI, Fig. 2—3.)

Wie es schon seit langer Zeit festgestellt ist, kann man in den Hornfasern von Hircinia zwei Partien unterscheiden: eine äußere Rindenzone und die innere Marksubstanz, welche beide fast unmerkbar in einander übergehen. Die äußere Rindenzone besteht aus zahlreichen Schichten und stellt daher gewissermaßen mehrere sich umschließende Cylinder dar. Auf dem optischen Längsschnitt einer Hornfaser sieht man diese Schichten durch dunkle oder helle Linien (je nach der Einstellung des Mikroskops) getrennt; dieses sind nur die Grenzen der einzelnen Schichten (resp. Cylinder). Die Marksubstanz, welche bei gewissen Hornschwämmen ganz unbedeutend ist, ist dagegen bei Hircinia ziemlich stark entwickelt. Bei schwächerer Vergrößerung zeigt sie auf den Totalpräparaten eine feinkörnige Struktur; die Körnchen sind in Reihen parallel der Längsachse der Faser angeordnet; da, wo sich drei oder mehrere Hornfasern des Netzes zu einem Knotenpunkt vereinigen, sind diese Körnchen in den äußeren Partien der Marksubstanz den Schichten der Rindenzone parallel, während sie im Centrum der Knotenpunkte ganz unregelmäßig angeordnet sind. Bei genauer Untersuchung kann man häufig eine feine, schief gekreuzte spiralige Streifung der Rindenschicht und Marksubstanz an den Fasern beobachten, welche durch die ganze Dicke der Faser zu verfolgen ist (Fig. 1, Taf. XXIV). Diese Streifung wurde zuerst im Jahre 1896 (p. 4) von Bütschli beobachtet und dann auch in dem jüngst erschienenen Werke »Über Strukturen« (1898, p. 337) von ihm beschrieben. Bei einigen Fasern konnte ich jedenfalls durch Zugwirkung hervorgerufene zickzackförmige Risslinien beobachten, die quer durch die Fasern liefen (Fig. 1, Taf. XXIV). Die einzelnen Elemente, aus welchen diese Zickzacklinien sich zusammensetzen, entsprechen vollständig den zwei Richtungen der Kreuzstreifung.

---

[1] Ich habe zwei Arten, Hircinia variabilis (O. Schmidt) Schulze und H. flavescens O. Schm. untersucht, welche gleiche Verhältnisse zeigten. Darum werde ich sie nicht abtrennen.

Ich untersuchte die Hornfasern ferner nach der Austrocknungsmethode, die von Bütschli (1896, p. 2) angegeben wurde. An einigen Stellen konnte man jedoch auch ohne specielle Behandlung des Objektes, bei Betrachtung mit starken Vergrößerungen, eine sehr eigenthümliche wabige Struktur auf dem optischen Längsschnitt beobachten; namentlich sah man der Länge der Faser nach abwechselnde Wabenreihen, die einen hell, die anderen dunkel, wie es auf Fig. 2, Taf. XXIV dargestellt ist. Dieselbe Abwechselung heller und dunkler Reihen hat Bütschli (1892, p. 89 und Fig. 3 *b*, Taf. IV) in der Cuticula von Branchiobdella beobachtet.

Um möglichst reine Schwammfasern zu erhalten, wurden kleine Stückchen des Schwammes mit künstlichem Magensaft behandelt, bis das weiche Schwammgewebe völlig verdaut oder abgelöst war; dann wurden sie mit 5 %iger Kalilaugelösung auf dem Wärmschrank bei ca.

40° C. bis zwei Tage behandelt, mehrmals in Wasser ausgewaschen und durch Alkohol in Xylol übergeführt. Aus Xylol wurden dann kleine Fragmente solcher Fasern auf dem Objektträger unter der Luftpumpe bei höchstens einigen Centimeter Quecksilberdruck ausgetrocknet. Die so ausgetrockneten Fasern verändern ihre Gestalt nicht, verlieren aber ihre braune Farbe und werden kreideweiß in Folge Auftretens von Luft oder Gas in ihrem Inneren. Im durchfallenden Licht sind sie daher sehr undurchsichtig. Sie wurden unter dem Deckglas direkt in Luft untersucht oder in geschmolzenen Kanadabalsam, der rasch fest wird, eingeschlossen. Zu diesem Zwecke wurde ein Tropfen Kanadabalsam auf einem Deckgläschen erwärmt, bis er beim Abkühlen fest erstarrte. Dann wurde das Objekt schnell in den zum Schmelzen erwärmten Balsam eingeschlossen, indem man das Deckglas mit dem Kanadabalsam auf das Objekt legte und etwas aufdrückte, wobei der Balsam rasch erstarrt. Zuweilen wurde es nöthig, das in dem Balsam befindliche Präparat noch mehrmals über der Flamme bis zum Schmelzen des Balsams zu erhitzen. Bei dem Austrocknen unter der Luftpumpe werden die einzelnen Wabenhohlräumchen mit Gas erfüllt, was an sehr dünnen Theilen besonders gut zu sehen ist. In den Präparaten, die in geschmolzenen, rasch erstarrenden Kanadabalsam eingeschlossen sind, durchdringt der letztere die Fasern nicht überall, so dass man Stellen trifft, welche die gaserfüllte Struktur sehr schön zeigen. Häufig beobachtet man Stellen mit geringer Gaserfüllung, wo einzelne Wabenhohlräumchen gaserfüllt blieben und als Gasbläschen durch die strukturlose Umgebung ziehen (Fig. 3, Taf. XXIV). Diese Bläschen sind immer in zwei Richtungen, entsprechend der geschilderten schiefen Kreuzstreifung angeordnet, wie es Fig. 4, Taf. XXIV erkennen lässt. Wo aber das Präparat vollständig von Kanadabalsam durchdrungen ist, kann man keine feinere Struktur erkennen; hier sind nur die Schichten der Rinde zu sehen, aber nicht die feinere Struktur dieser Schichten. Das oben geschilderte Bild der wabigen Struktur der Hornfasern wurde zuerst von Bütschli (siehe oben 1898, p. 336) beobachtet. Auch hat er schon die schief gekreuzte Anordnung der Waben gesehen und die Meinung ausgesprochen, dass von ihr die Kreuzstreifung der Fasern herrühre. Die wabige Struktur lässt sich jedoch nicht nur in den Schichten der Rinde der Hornfasern, sondern auch in der Marksubstanz erkennen.

Besonders überzeugende Resultate wurden durch Maceration der Hornfasern erhalten; sie lassen keinen Zweifel, dass wir eine wabige

Struktur vor uns haben. Die in der oben angegebenen Weise gereinigten Hornfasern wurden mit Javelle'schem Wasser $1/2$—1 Stunde behandelt, darauf mehrmals in Wasser ausgewaschen und nach Vorbehandlung mit 1%iger Chromsäurelösung mit Gentianaviolett (Anilinwasserlösung) stark dunkelblau gefärbt. Die Fasern wurden dann in Wasser unter einem Deckglas, dessen Rand mit Paraffin festgelegt und verschlossen war, eingeschlossen. Alsdann wurde leicht auf das Deckglas geklopft, bis die Fasern zu feinem Pulver zerfallen waren. Die Untersuchung der Zerfallprodukte muss mit den stärksten Vergrößerungen ausgeführt werden. Die ganze Faser zerfällt in einzelne Blättchen und Fragmente (Fig. 5 *a—c*, Taf. XXIV), die meist nur aus einer Schicht von Waben bestehen; auch diese Blättchen und Fragmente können weiter in einzelne Gruppen von Waben und sogar in einzelne Waben zerfallen. Häufig erhält man auch Fragmente des Wabengerüstes, namentlich kleinste Knotenpünktchen mit drei davon ausgehenden Fäserchen, resp. Wänden. Eine isolirte Partie einer Schicht hat das Aussehen eines Netzwerks, dessen einzelne Fäden schief gekreuzt sind, was vollständig der oben angedeuteten Kreuzstreifung der Hornfasern entspricht. Die Knotenpünktchen, die in den Punkten, wo sich die scheinbaren Fäden kreuzen, liegen, treten besonders deutlich hervor. Isolirte Fibrillen wurden niemals angetroffen; wo solche scheinbar vorkommen, zeigt die genauere Untersuchung stets deutlich die gereihten Knotenpunkte und die Reste der von ihnen abgehenden Gerüstwände des Wabenwerks. Aus diesen Ergebnissen folgt mit aller Bestimmtheit, dass die Kreuzstreifung nicht durch alternirende Schichten von Fasern, deren Verlaufsrichtungen sich kreuzen, hervorgerufen sein kann.

Von besonderer Wichtigkeit ist noch die Untersuchung von Querschnitten der Hornfasern. Diese sind wegen der Härte der Fasern nicht leicht zu machen. Geschnitten wurde nach Einbettung der Fasern in Gummiglycerin (1 Theil Glycerin, 10 Theile einer dicken Lösung von Gummi arabicum), welches an der Luft bis zur schnittfähigen Konsistenz eingetrocknet wurde. Auf solchen Schnitten, die mit dem Rasiermesser gemacht wurden, sah man schön eine mehr oder weniger koncentrische, jedoch etwas unregelmäßige Schichtung, wie es auf Fig. 6, Taf. XXIV und Photographie 2, Taf. XXVI dargestellt ist. Letztere und die Fig. 3, Taf. XXVI sind Reproduktionen zweier Photographien, die von Herrn Professor O. Bütschli aufgenommen wurden; die Fig. 3, Taf. XXVI ist ein Theil der

Fig. 2, Taf. XXVI bei stärkerer Vergrößerung[1]. Man sieht auf Fig. 2, Taf. XXVI, dass die koncentrischen Linien, welche die Grenzen der einzelnen Lagen andeuten, nicht überall parallel ziehen, sondern mehr oder weniger wellig verlaufen, sich manchmal sogar auskeilen. Jede Lage zwischen zwei schärfer hervortretenden Grenzlinien, die bei tiefer Einstellung des Tubus hell erscheinen, ist von etwa fünf bis acht und mehr Wabenschichten gebildet. Die Waben sind in koncentrischen Reihen angeordnet mit einer Neigung zur radiären Anordnung einzelner Waben der benachbarten Reihen. Die helle Grenzlinie zwischen zwei benachbarten Lagen ist eine Schicht von etwas größeren Waben. In dem Centrum, welches der Marksubstanz der Faser entspricht, sind die Waben unregelmäßig angeordnet.

Auch die Querschnitte bestätigen daher durchaus den wabigen Bau der Hornfasersubstanz.

II. Die Cuticula von Lumbricus terrestris L.

(Taf. XXIV, Fig. 7—10.)

Ich untersuchte die Cuticula frischer Regenwürmer, die von den Thieren durch Maceration mit $^1/_3$ Alkohol abgelöst war, sowie die von Würmern, welche lange Zeit in Alkohol konservirt waren. Beide zeigten dieselben Verhältnisse.

Untersucht man die Cuticula bei mittleren Vergrößerungen, so erscheint sie als eine dünne, farblose, kreuzgestreifte Membran. Zahlreiche Beobachter, so Fr. Leydig (1865, p. 258), Ed. Claparède (1869, p. 567), W. Voigt (1883, p. 142) und Andere haben diese sich kreuzende Streifung beobachtet[2]. Nach den Untersuchungen dieser Forscher soll die Cuticula des Regenwurms aus feinen, sich fast rechtwinklig kreuzenden Fibrillen bestehen. Nach Ed. Claparède (1869, p. 567) kreuzen sich die Fibrillen unter einem Winkel von 70—75°, nach Vogt und Jung (1888, p. 448) unter einem solchen von 70—80°. Die beiden Streifensysteme ziehen schief zur Längsachse des Wurms, welche den Winkel zwischen ihnen halbirt. Nach den Beobachtungen von Mojsisovics (1877, p. 12) ist die Cuticula des Regenwurms mehrschichtig, indem die dünnere äußere Schicht nur von längslaufenden Fibrillen, die stärkere innere Schicht dagegen nur von cirkulären Fibrillen gebildet wird. Ich kann bestimmt sagen, dass alle Schichten der Cuticula das gleiche Aussehen haben, dass demnach ein derartig verschiedener Faserverlauf nicht vorkommt. KULAGIN (1889, p. 16) dagegen hält die Cuticula für eine strukturlose Haut. Ferner spricht er jedoch davon, dass sie aus zwei oder drei Schichten von Fibrillen, die sich unter Winkeln von 45—90° kreuzen, zu bestehen scheine. WALTER VOIGT (1883, p. 142) fand, dass die Fibrillen, welche die Cuticula des Regenwurms bilden, »schräg, etwa in einem Winkel von 45° zur Längsachse des Thieres verlaufen«. Auch spricht er von mehreren Schichten der Cuticula. In einer anderen Arbeit (1886), die speciell Branchiobdella varians behandelt, hat er interessante parallele Untersuchungen über die Cuticula weiterer Hirudineen und Chaetopoden (darunter auch Lumbricus) angestellt. Unter Anderem giebt er einige Abbildungen der Cuticula von Lumbricus, die erkennen lassen, dass sie jener von Branchiobdella sehr ähnlich ist.

---

[1] Die Photographie, nach welcher die Fig. 2, Taf. XXVI gemacht ist, ist mit Obj. 16 mm und Proj. Oc. 4 (Zeiss) aufgenommen. Die Fig. 3, Taf. XXVI stellt einen stärker vergrößerten Theil der ersten dar, Obj. 2 mm, Oc. 8 (Zeiss). Beide Photographien wurden dann 2½mal vergrößert.

[2] d'Udekem spricht in seinem »Mémoire sur les Lombriciens« (1865, p. 16) von der Cuticula der Lumbricinen als von einer »membrane sans structure, transparente, composée chimiquement de chitine«. Weiter unten (p. 19) spricht er jedoch von einer Kreuzstreifung der äußeren (?) Oberfläche der Cuticula.

Schon bei schwachen Vergrößerungen bemerkt man in der ca. 0,007 mm[1] dicken Cuticula eine Menge von Poren, welche Öffnungen der einzelligen Hautdrüsen sind und sich namentlich in der mittleren, äquatorialen Zone jedes Segmentes finden. W. VOIGT (1886, p. 109) hat eine ziemlich genaue Beschreibung und Erklärung der Entstehung der eigenthümlichen Kreuze, die bei Flächenansicht der Poren zu beobachten sind, gegeben, darum werde ich sie nicht beschreiben. Über die Vertheilung und Anordnung der Poren will ich nur bemerken, dass sie nicht auf der ganzen Fläche des Segmentes gleichmäßig angeordnet sind, sondern namentlich in der mittleren, äquatorialen Zone unregelmäßig zerstreut und immer vereinzelt, nicht zu Gruppen vereinigt sich finden; in dieser Region ist die schiefe Kreuzstreifung ganz regulär ausgebildet. In der vorderen Zone des Segmentes dagegen sind die Poren gruppenweise angeordnet und viel kleiner, als die der mittleren, äquatorialen Zone. In der hinteren Zone fehlen die Poren ganz. Die erwähnten Gruppen der Vorderregion bestehen aus 5—15 Poren. In der vorderen und hinteren Segmentzone wird ferner die Streifung der Cuticula recht unregelmäßig, indem die scheinbaren »Fibrillen« zuweilen parallel der Grenzlinie zwischen zwei benachbarten Segmenten verlaufen und die typische Kreuzstreifung nicht mehr recht zu erkennen ist.

Auf optischen Durchschnitten der Cuticula konnte ich nachweisen, dass sie mehrschichtig ist und dass die Anzahl der Schichten »sechs« nicht überschreitet. Auf diesen Durchschnitten (Fig. 7, Taf. XXIV) sah man ganz deutlich, dass die Cuticula nicht faserig, sondern feinwabig ist. Die Waben sind in Schichten angeordnet, die parallel der Oberfläche verlaufen. Auch auf einem in verdünntem JAVELLEschen Wasser (1 Theil und ein Theil Wasser) macerirten Stück Cuticula konnte ich die optischen Durchschnitte sehen, die eine klare wabige Struktur zeigten; in den Punkten, wo sich die Wände der Waben vereinigen, sah man deutliche Knötchen. Die Bilder der optischen Durchschnitte wurden an Querschnitten (Fig. 8, Taf. XXIV) durch die Haut eines in Alkohol konservirten Regenwurms bestätigt. Das Objekt war mit essigsaurem Eisenoxyd und Hämatoxylin stark dunkelblau gefärbt. Obgleich auf den Schnitten nur kleine Reste der Cuticula verblieben waren, so genügten diese doch um die geschilderte Struktur sicher zu konstatiren. Schon 1892 (p. 89 und Fig. 3*b*, Taf. IV) konnte BÜTSCHLI ein ganz übereinstimmendes Bild an den Querschnitten der Cuticula von Phascolosoma und Branchiobdella beobachten. Er giebt auch eine Abbildung des Flächenbilds (1892, Fig. 3*c*, Taf. IV) der Cuticula von Branchiobdella. Diese Abbildung entspricht derjenigen von VOIGT (1886) vollständig. Es scheint also eine große Ähnlichkeit zwischen der Cuticula von Lumbricus und der von Branchiobdella zu bestehen: in dem äußeren Aussehen nach VOIGT (1886) und BÜTSCHLI (1892) und den Querschnitten (BÜTSCHLI 1892).

---

[1] Diese Dicke variirt nach KULAGIN (1889, p. 16) mit den Jahreszeiten.

Die optischen Durchschnitte und die Querschnitte widerlegen also die Meinung, dass die Cuticula aus sich kreuzenden Fasern gebildet wird. Hätten wir wirklich einzelne Fibrillen, dann müssten wir auf den Querschnitten sowohl, als auf den optischen Durchschnitten keine Wabenräumchen sehen, sondern die Durchschnitte dieser Fibrillen.

Dieselben positiven Resultate habe ich an den nach der oben (p. 378) geschilderten Methode im Vakuum ausgetrockneten Präparaten erhalten. Schon früher hatte Prof. O. BÜTSCHLI einige derartige Präparate hergestellt und aus ihnen den wabigen Bau der Cuticula vermuthet. Die Fig. 9, Taf. XXIV kann als ein Beispiel dienen. Die unter der Luftpumpe ausgetrocknete Cuticula ist opak, milchweiß und opalisirt ein wenig, allerdings nicht so stark, wie die in Wasser oder Alkohol befindliche. Sie wurde auf ähnliche Weise wie die Hornfasern in geschmolzenen Kanadabalsam eingeschlossen. Die einzelnen Waben sind als kleinste Gasbläschen sehr schön zu sehen; man kann auch ganze Reihen von ihnen beobachten. Diese

Reihen sind nach zwei sich fast rechtwinkelig kreuzenden Richtungen angeordnet, was vollständig der erwähnten Kreuzstreifung der Cuticula entspricht. Auch die Poren sind auf solchen Präparaten sehr deutlich, sowie ihre einzelnen Theile, besonders die bekannten Kreuze.

Die Maceration der Cuticula von Lumbricus gelang mir nicht wegen ihrer Löslichkeit in verschiedenen Macerationsflüssigkeiten. Untersucht man jedoch die Rissstellen von in Wasser zerzupfter Cuticula, so bieten diese einen gewissen Ersatz für Macerationspräparate. Bei der ersten Betrachtung scheinen derartige Präparate mit Bestimmtheit für die Zusammensetzung der Cuticula aus sich überkreuzenden Fibrillen zu sprechen. Man sieht an den Rissstellen zahlreiche anscheinende Fibrillen frei hervorragen. Die genauere Untersuchung zeigt jedoch, dass diese scheinbaren Fibrillen häufig deutlich knötchenartige Verdickungen besitzen, und dass auch vielfach feine seitliche Ausläufer von ihnen entspringen. Schließlich trifft man auch benachbarte Fibrillen, die noch durch quere Verbindungsfädchen zusammenhängen (Fig. 10, Taf. XXIV). Alle diese Befunde sprechen auch hier lebhaft dafür, dass es sich nicht um sich überkreuzende Fibrillen, sondern um ein schief gekreuztes Wabenwerk handelt, welches beim Zerreißen anscheinend in Fibrillen zerlegt wird, parallel der Kreuzungsrichtung der Waben, in ähnlicher Weise wie dies Bütschli (1898, p. 214) bei pflanzlichen Zellmembranen gefunden hat.

Ich will bei dieser Gelegenheit einige Worte über das chemische Verhalten der Cuticula von Lumbricus zufügen. E. Goodrich (1897, p. 65—67) hat mehrere chemische Reaktionen mit der Cuticula angestellt und gefunden, dass sie sich schon beim Kochen in Wasser vollständig, ohne Rückstand löst, eben so in Schwefelsäure, Salzsäure, Essigsäure, Kalilauge und Kalkwasser (Genaueres über den Procentgehalt dieser Lösungsmittel fehlt). Dasselbe Verhalten gegen Kalilauge und Natronlauge erwähnt Eisig (1887, p. 20) für die Cuticula der Polychaeta, die also eben so wenig, wie jene von Lumbricus, aus eigentlichem Chitin bestehen kann. Goodrich (1897) hat die Cuticula auch auf Eiweiß geprüft. Mit dem Millon'schen Reagens färbte sie sich »pale pink«, mit der Xanthoproteinprobe »pale yellow«, mit der Biuretprobe dagegen erhielt er eine »pale lila« Färbung. Kulagin (1889, p. 17) ließ von dem Privatdocenten der Chemie Kablukoff eine Analyse der Lumbricus-Cuticula ausführen; dieselbe ergab 45,16 % Kohlenstoff, 6,49 % Wasserstoff, 19,40 % Stickstoff und 18,95 % Sauerstoff; den Gehalt des letzteren habe ich aus der Differenz berechnet. Kulagin ist der Meinung (1889, p. 17), dass nach dieser Analyse die Lumbricus-Cuticula nahezu Chitin sei, von dem sie sich durch den größeren Gehalt an Stickstoff unterscheide (Chitin enthält jedoch nach den neueren Erfahrungen höchstens 7—8 $^0/_0$ Stickstoff).

Ich kann fast alle oben angegebenen Versuche von GOODRICH bestätigen. Die Cuticula löst sich schon bei gewöhnlicher Temperatur nach 2—3 Minuten in 5 $^0/_0$iger Kalilauge; sie löst sich in koncentrirter Essigsäure, in 5 $^0/_0$iger Schwefelsäure, doch nicht so schnell wie in Kalilauge. Sie wird fast momentan gelöst in rauchender Salzsäure (35,7 $^0/_0$), sowie schon in 1 $^0/_0$iger Salzsäure. Zuweilen habe ich beobachtet, dass sie sich sogar in 1 $^0/_{00}$ Salzsäure löste. Es kann wohl sein, dass die Löslichkeit von der Zeit, die die Cuticula in schwachem Alkohol gelegen hat, etwas beeinflusst wird. Die Reaktionen auf Eiweiß fand ich ähnlich wie GOODRICH (1897). Mit dem MILLON'schen Reagens giebt die Cuticula von Lumbricus eine schwache rosenrothe Färbung; die wässrige Lösung der Cuticula gab dagegen keine kenntliche Eiweißreaktion mit MILLON. Bei der Xanthoproteinprobe erhält die Cuticula eine gelbe Färbung, doch wird sie dabei größtentheils gelöst. Weiter wurde ein Stück Cuticula in drei Tropfen 89 $^0/_0$iger Schwefelsäure gelöst und die Lösung 24 Stunden bei ca. 40° C. erhalten, wobei die Lösung sich gelblich färbte. Hierauf wurde mit Wasser ca. 15fach verdünnt und auf dem Wasserbad einige Stunden auf 100° C. erwärmt. Nach der Neutralisation mit Kalilauge war in der Lösung mit der FEHLING'schen Probe kein Zucker nachzuweisen.

Alle diese Erfahrungen, wozu sich namentlich der hohe Stickstoffgehalt gesellt, welcher dem des Collagens (bis 19 $^0/_0$) am nächsten kommt, zeigen übereinstimmend, dass die Cuticula zweifellos kein Chitin ist[1], sondern, wie schon GOODRICH (1897, p. 67) richtig vermuthete, zu den Albuminoiden zu rechnen ist.

---

[1] Im Gegensatz zu dem, was GRUBE im Jahre 1850 bemerkte (p. 253). Ich möchte hier zufügen, dass nach den Angaben dieses Forschers (ibidem) und sehr verbreiteter Meinung die Cuticula von Ascaris — die Art ist nicht angegeben — auch aus Chitin bestehen soll. Bei gelegentlichen Versuchen konnte ich nun nachweisen, dass die Cuticula von Ascaris megalocephala (das Thier war seit 1894 in Alkohol konservirt) sich beim Kochen in 35 $^0/_0$iger Kalilauge vollständig löst und mit dem MILLON'schen Reagens deutliche Eiweißreaktion giebt; sie besteht also nicht aus Chitin. In künstlichem Magensaft bei ca. 40° C. löst sich nach 2—3 Tagen die Cuticula völlig auf, bis auf die äußere dünne, sog. »Rindenschicht« (vgl. A. VAN BÖMMEL in: Arbeiten Zoolog. Institut Würzburg Bd. X), welche sich wochenlang unverändert in der Verdauungsflüssigkeit er-

III. Die Cuticula von Aulastomum gulo Moq. Tand. und Hirudo medicinalis L.

(Taf. XXIV, Fig. 11—18.)

Von besonderem Interesse erscheint die Struktur der Cuticula bei Aulastomum und Hirudo, welche Gattungen in dieser Hinsicht nahe übereinstimmen. Die Cuticula dieser Hirudineen wurde bis jetzt meistens als homogen und strukturlos beschrieben. So untersuchte schon 1849 LEYDIG (p. 103), während er mit dem Studium der Anatomie von Piscicola beschäftigt war, die Cuticulae von Hirudo und einiger anderer Hirudineen. Dieselbe ist nach seinen Untersuchungen »vollkommen glatt« (auch von der Cuticula von Piscicola spricht er als von einem »durchaus strukturlosen wasserhellen Oberhäutchen«). Nach R. LEUCKART (1894, p. 557) ist die Cuticula der Hirudineen »eine völlig strukturlose Membran von fester Beschaffenheit, hier und da fein gestrichelt«. RAY LANKESTER (1880, p. 304) und GIGLIO-TOS (1889, p. 2) konnten keine Spur von Struktur in der Cuticula von Hirudo (LANKESTER) und Aulastomum (GIGLIO-TOS) sehen. Auch nach VOGT und YUNG (1888, p. 317) ist die Cuticula von Hirudo eine strukturlose Haut. Diesen Forschern kann man auch A. BOURNE (1884, p. 428) zureihen; doch hat dieser manchmal eine Streifung in der Cuticula der Hirudineen gesehen, obgleich er sagt, dass sie strukturlos und hyalin ist. RÉMY SAINT-LOUP (1889, p. 27) konnte eine Kreuzstreifung in der Cuticula der Hirudineen beobachten, bei welchen, giebt er nicht an. BÜTSCHLI (1892, p. 89) endlich hat die Cuticula von Branchiobdella (die jedoch richtiger zu den Oligochaeta gehört) untersucht und gefunden, dass sie eine wabige Struktur besitzt.

W. VOIGT (1886, p. 105) fand, dass sich die Cuticula von Aulastomum beim Kochen in Kalilauge (der Procentgehalt ist nicht angegeben) nicht löst. Ich kann diese Beobachtungen von VOIGT bestätigen und fand dasselbe auch für Hirudo medicinalis, dessen Cuticula sogar beim Kochen in 200%iger Lauge — also hoch koncentrirter — sich absolut nicht löste. Diese Thatsache bezieht sich aber nur auf die Cuticula, die vom frisch getödteten Thiere abgelöst oder von lebenden Thieren frisch abgeworfen ist. Anders verhält sich die Cuticula, wenn sie von Thieren herstammt, die mehrere Jahre in Alkohol gelegen haben. Diese (von Aulastomum und Hirudo) löste sich leicht beim Kochen in 35%iger, sogar in 5%iger

---

hielt und leicht in die einzelnen Ringel und Bänder zerfiel. Dennoch zeigte dieser unverdauliche Theil noch Rothfärbung mit dem MILLON'schen Reagens.

Kalilauge. Wahrscheinlich hatte es KRAWKOW (1893, p. 190) mit solcher Cuticula zu thun, weil er die Löslichkeit der Cuticula von Hirudo in 20%iger Kalilauge (beim Kochen) beobachtete. Weiter wurden mit der Cuticula von Hirudo dieselben Reaktionen wie mit der Lumbricus-Cuticula angestellt. Namentlich wurde die ganze Cuticula von einem Blutegel mit zwei bis drei Tropfen koncentrirter 89%iger Schwefelsäure auf dem Wärmeschrank bei einer Temperatur von ca. 40° C. in einigen Stunden vollständig gelöst und dann, nachdem die bräunlich gefärbte Lösung stark (etwa 15fach) mit Wasser verdünnt war, ein Paar Stunden auf dem Wasserbad bei 100° C. erwärmt. Diese Lösung ergab nach der Neutralisation mit Natronlauge beim Zusatz eines Tropfens 10%iger Kupfersulfatlösung und einiger weiterer Tropfen 35%iger Natronlauge beim Erwärmen schwache Kupferreduktion. Es wird hier also beim Erwärmen in Schwefelsäure Traubenzucker gebildet, was für Chitin charakteristisch ist. Es wäre interessant, eine genauere chemische Analyse dieser Cuticulae zu machen[1]. Im Allgemeinen zeigt die Cuticula beider Egel in ihrem feineren Bau viel Ähnlichkeit mit der Chitinhaut von Gammarus und Astacus und zweifellos auch anderer Arthropoden.

Die Cuticula beider Blutegel ist eine sehr dünne, nur bis 0,001 mm dicke Membran, welche auf den Durchschnitten keinerlei Schichtung zeigt, vielmehr aus einer einzigen Schicht besteht. Auf in Wasser aufgestellten, ungefärbten Flächenpräparaten (um so weniger an den in Kanadabalsam eingeschlossenen) kann man nur undeutlich bemerken, dass die Membran nicht strukturlos ist. Ihre feinwabige Struktur tritt am schärfsten auf den im Vakuum ausgetrockneten Präparaten hervor. Von der Thatsache, dass die Cuticula einschichtig ist, d. h. nur aus einer einzigen Wabenlage besteht, kann man sich bei Betrachtung der optischen Durchschnitte überzeugen, die relativ häufig an den Faltungsstellen der Präparate zu beobachten sind. Diese Durchschnitte (Fig. 11, Taf. XXIV) zeigen eine Reihe kleinster Waben, deren äußere Wand etwas konvex vorspringt, während die innere als gerade Linie an die unterliegenden Epithelzellen grenzt. Die seitlichen Wabenwände stehen, wie zu erwarten, nach Art deren eines Alveolarsaumes, alle senkrecht zu den Grenzflächen. Die Knotenpünktchen der Wabenwände treten besser auf der Innengrenze hervor. Wie gesagt, sind die ausgetrockneten Präparate der Cuticula die geeignetsten zur Untersuchung der Flächenstruktur und wegen der Dünne der Cuticula, die sehr leicht auch von geschmolzenem Kanadabalsam durchsetzt wird, ist ein Einschluss in letzteren nicht zu empfehlen. Die ausgetrockneten Cuticulae von Hirudo und Aulastomum sind kreideweiß, mit einer schwachen gelblichen Nuance. Wenn man eine derartig präparirte, in Luft aufgestellte Cuticula von der Fläche beobachtet, so zeigt sie eine feine Struktur, die bei schwacher Vergrößerung als körnige, bei stärkerer aber als eine feinwabige sich zu erkennen giebt (Figg. 17—18, Taf. XXIV). Die Waben scheinen nun eine etwas verschiedene Anordnung bei den beiden Egeln zu haben. Während man in der Cuticula von Aulastomum manchmal eine Art von Streifung sieht (die Waben sind reihenweise angeordnet, was sich aber nicht überall deutlich sehen lässt), ist in der Cuticula von Hirudo keine Streifung zu sehen. Hier sind die Waben ganz unregelmäßig angeordnet. Auf die interessanten Zellbezirke, welche sich bei beiden Hirudineen in der Cuticula wahrnehmen lassen, soll weiter unten näher eingegangen werden.

---

[1] Dass die Cuticula einiger Hirudineen aus Chitin besteht, wurde schon im Jahre 1850 von GRUBE (p. 253) ausgesprochen, der aus den Untersuchungen, die auf seine Veranlassung von C. SCHMIDT gemacht wurden, schloss, dass die Cuticula von Hirudo, Clepsine, Piscicola, Pontobdella und anderen Würmern aus Chitin besteht. Auch für Lumbricus behauptete er das Gleiche; wir haben schon oben gesehen, dass diese letzte Meinung unrichtig war.

Die Poren der einzelligen Hautdrüsen, die zuerst von Carena und Johnson [ich citire nach Moquin-Tandon (1846, p. 39), weil ich mir leider die beiden Arbeiten nicht beschaffen konnte] nachgewiesen wurden, finden sich in ziemlich großer Anzahl, doch nicht so häufig als bei Lumbricus. Was ihre Anordnung betrifft, so haben sie keinen Zusammenhang mit der Segmentirung des Thierkörpers, und ich konnte keine Gesetzmäßigkeit in dieser Beziehung bemerken. Die äußere Ansicht der Poren ist ganz verschieden von der bei Lumbricus, was wahrscheinlich mit der Unregelmäßigkeit der Anordnung der Waben zusammenhängt. Der Durchmesser der Porenöffnung beträgt 0,001—0,004 mm. Man kann fast an jedem Porus drei Theile unterscheiden (*a*, *r*, *o*, Fig. 12, Taf. XXIV): einen äußeren Wulst *a*, den inneren Rand *r* und die Öffnung selbst *o* des Porus. Der äußere Wulst *a*, der bei Aulastomum schon früher von W. Voigt (1886, p. 109) konstatirt und als »kleine kraterartige Verdickung« bezeichnet wurde, besteht aus einer einzigen Reihe von regelmäßig radiär gestellten Waben, deren Knotenpünktchen sehr scharf hervortreten; er ist bedeutend dicker, als die umliegende Cuticula und stark lichtbrechend. Auf einem optischen Durchschnitt (Fig. 14, Taf. XXIV) sieht er wie eine regelmäßige Verdickung *v* und *r* der Cuticula aus; seine Breite ist etwa $^1/_3$ des ganzen Durchmessers des Porus. Der äußere Wulst grenzt unmittelbar an den inneren Rand *r* des Porus, der schwach lichtbrechend ist und von einer Reihe dicker Knöpfchen gebildet zu sein scheint; die Breite des Randes ist viel geringer als die des Wulstes. Zuweilen (Fig. 13, Taf. XXIV) kann man beobachten, dass ein Porus nur den äußeren Wulst und keinen inneren Knöpfchenrand hat. Solch eine doppelte Pore (siehe weiter unten) ist in Fig. 14, Taf. XXIV im optischen Durchschnitt dargestellt. An einigen Stellen konnte ich einen interessanten optischen Durchschnitt der Poren beobachten, welcher auf der Fig. 15, Taf. XXIV dargestellt ist. — Endlich haben wir die Öffnung der Pore selbst. Dieselbe kann kreisförmig sein (Fig. 13, Taf. XXIV) oder die Gestalt einer Ellipse haben (Fig. 12, Taf. XXIV), wonach sich auch die Form des umgebenden Randes und Wulstes richtet. Manchmal sieht man im Lumen des Porus ein stark lichtbrechendes Körperchen, welches wahrscheinlich ein Rest des Drüsensekretes ist. Ähnliches wurde auch bei Lumbricus beobachtet.

Ziemlich häufig begegnet man doppelten oder Zwillingsporen (Fig. 16, Taf. XXIV), deren äußere Wülste verschmolzen sind, deren Öffnungen aber getrennt bleiben. Form und Größe zweier solcher vereinigter Poren können verschieden sein. Auf Fig. 14 (Taf. XXIV) ist ein doppelter Porus im optischen Durchschnitt dargestellt.

Häufig trifft man sehr eigenthümliche Gruppen kleinster Poren (Fig. 17, Taf. XXIV), deren Durchmesser 0,001 mm und weniger beträgt. Solch eine Gruppe findet sich immer auf einem kreisförmigen hellen Feld, das von der umgebenden Cuticula unterschieden ist. Die Struktur der Cuticula zwischen den einzelnen Poren des Feldes war nur sehr undeutlich zu sehen. Es scheint sich hier um eine relativ sehr feine Struktur der Cuticula zu handeln. Die einzelnen Poren, die in der Zahl 10—25 vorkommen, lassen bei tiefer Einstellung einen dunklen Rand erkennen. Im Ganzen beträgt der Durchmesser einer Gruppe bis zu 0,04 mm. Fr. Leydig giebt in seinem Werke »Zelle und Gewebe« auf Taf. II zwei Abbildungen (Figg. 29 und 30) von den Sinnesorganen bei Nephelis, deren Zellen je ein Sinneshaar tragen; auf zwei anderen Abbildungen (Figg. 31 und 32) derselben Taf. II sind die Sinnesorgane von Clepsine complanata und Clepsine marginata dargestellt. Auch Apáthy (1888) giebt eine entsprechende Abbildung der Tastkegelchen von Clepsine heteroclita. Sie entsprechen alle, besonders die Fig. 29 von Leydig dem, was ich in der Cuticula von Aulastomum und Hirudo gesehen habe und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die beschriebenen Porenfelder dem Austritt der Gruppen von Sinneshaaren der Hautsinnesorgane dienen.

Besonders interessant ist die Zellenzeichnung auf der Cuticula, welche sich auf gut ausgetrockneten Präparaten (bei Hirudo und Aulastomum) erkennen lässt. Diese Zeichnung habe ich auch am Chitinpanzer von Gammarus fluviatilis (Fig. 19, Taf. XXIV) gesehen und ist sie seit langer Zeit in der oberen Schicht des Chitinpanzers von Astacus fluviatilis und anderer Decapoda konstatirt worden, von wo sie Bütschli neuerdings (1894 und 1898) auch in Bezug auf die feineren Strukturverhältnisse schilderte. Sie erinnert in auffallender Weise an das Bild, welches die Epithelzellengrenzen von der Fläche gesehen darbieten und es unterliegt auch keinem Zweifel, dass die Zellbezirke der Cuticula den einzelnen Epithelzellen genau entsprechen. Die ganze Cuticula von Hirudo und Aulastomum ist bei tiefer Einstellung des Tubus durch dunkle (bei hoher Einstellung durch helle) Linien in polygonale Felder getheilt, die meistens fünf- oder sechseckig sind. Die Linien, welche die Grenzen der Polygone bilden, sind nicht gerade, sondern zickzackförmig (Fig. 18, Taf. XXIV) und ihre Elemente werden gebildet von den Wänden der beiderseits an diese Linien anstoßenden Waben. Sie sehen sehr scharf aus wegen der größeren Dicke dieser Wände und der regelmäßigen senkrechten Anordnung der beiden angrenzenden Wabenreihen, die sich wie Alveolarsäume verhalten.

IV. Der Chitinpanzer von Gammarus fluviatilis Rös.

(Taf. XXIV, Fig. 19—21.)

Vom Gammarus wurden nur die Coxalplatten und die Dorsalwand der Leibesringe untersucht; die ersteren nur von der Fläche, von der zweiten das Flächenaussehen, sowie Querschnitte und Macerationsprodukte. Die frisch getödteten, sowie die in Alkohol konservirten Exemplare wurden zuerst mit künstlichem Magensaft mehrere Tage (bis sechs) auf dem Wärmschrank bei einer Temperatur von circa 40° C. behandelt, bis sie fast ganz durchsichtig waren, dann in absolutem Alkohol und Äther von Pigment und Fett befreit. Nach dieser Behandlung wurden die Stückchen entweder direkt im Wasser, oder nachdem sie nach der schon bekannten Methode (siehe oben p. 378) unter der Luftpumpe aus Xylol ausgetrocknet waren, unter dem Deckglas in Luft untersucht. Querschnitte wurden von den in Paraffin eingebetteten Stückchen der Rückenwand gemacht und dann stark blau gefärbt mit $\frac{1}{2}$ % Hämatoxylinlösung (in Wasser) nach Vorbehandlung mit essigsaurem Eisenoxyd. Für die Macerationspräparate habe ich Stückchen des Notums (Rückenwand), nachdem sie mit künstlichem Magensaft behandelt waren, zwei Tage mit 5%iger Kalilaugelösung, dann mit Alkohol und Äther und endlich 24 Stunden mit halbverdünnter rauchender Salzsäure (von 36,5%) behandelt. Darauf wurden die Objekte vorsichtig mit essigsaurem Eisenoxyd und dann $\frac{1}{2}$%iger wässriger Hämatoxylinlösung stark blau gefärbt und wie bei Hircinia (siehe oben p. 380) unter dem Deckglas leicht zerklopft. Alsdann wurde um das Deckglas ein Rand von Paraffin gelegt.

Die nach der oben geschilderten Methode ausgetrockneten Theile des Panzers sind kreideweiß, wie wir es schon bei Hircinia, Hirudo, Aulastomum und auch Lumbricus gesehen haben. Die ausgetrockneten Präparate der Coxalplatte, sowie die der Rückenwand des Panzers zeigen bei Flächenbetrachtung dasselbe Bild wie die Cuticulae von Hirudo und Aulastomum. Sie lassen schon bei schwachen Vergrößerungen deutlich die polygonalen Felder oder Zellbezirke erkennen. Auf Fig. 19, Taf. XXIV sind diese Zellbezirke dargestellt. Nach BÜTSCHLI (1898, p. 346 und 363) wurden sie schon von CARPENTER, QUECKETT und später vielen Anderen beobachtet, die sie in der äußeren sogenannten »Pigmentlage« des Chitinpanzers von Astacus fluviatilis und anderer Decapoden beobachteten und diese Lage daher zuweilen als eine von Zellen zusammengesetzte bezeichneten. Auch LEYDIG (1855, p. 379) hat diese »zellig-polygonale Zeichnung« bei Astacus, sowie bei einigen niederen Crustaceen und Arthropoden an dem Chitinpanzer gesehen. Diese Zellbezirke lassen sich durch die ganze Dicke des Notums von Gammarus verfolgen und zeigen dieselben feineren Verhältnisse, wie bei Aulastomum und Hirudo. Die Grenzlinie zwischen zwei benachbarten Zellbezirken ist auch hier eine Zickzacklinie, die zwischen zwei alveolarsaumartigen Grenzreihen von Waben verläuft; die Waben der Zellbezirke sind im Übrigen ganz unregelmäßig angeordnet.

Die Querschnitte durch die Rückenwand zeigen (Fig. 20, Taf. XXIV), dass die ganze Wand aus mehreren Lagen gebildet ist. Die Anzahl dieser Lagen ist jedoch nicht überall die gleiche; es können drei oder auch nur zwei Lagen vorhanden sein. Die äußerste Lage (*a*, Fig. 20, Taf. XXIV) wird von einer dünnen, nur circa 1 μ dicken

Membran dargestellt. Nach ihrem Verhalten zu rauchender Salzsäure, in welcher sie sich nicht löst, während die übrigen Lagen von ihr fast momentan gelöst werden, ist sie identisch mit der »Grenzmembran«, welche von Bütschli (1894, p. 54 und 1898, p. 372) am Chitinpanzer des Flusskrebses nachgewiesen wurde. Die ihr entsprechende Lage wurde auch bei Homarus vulgaris von Tullberg (1881, p. 8) angedeutet. Wie die Grenzmembran von Astacus, besteht diejenige von Gammarus aus einer einzigen Schicht von Waben und unterscheidet sich durch relativ starkes Lichtbrechungsvermögen von den anderen Schichten. Die zweite Lage (*m*, Fig. 20, Taf. XXIV) besitzt ungefähr $1/3$ der ganzen Dicke des Notums. Sie lässt keine deutlichen Schichten erkennen und besteht aus Waben, die unregelmäßig angeordnet sind. Diese Lage konnte ich auf einigen Präparaten nicht finden. Bei Astacus scheint es keine ihr entsprechende Lage zu geben, doch wäre es möglich, dass die sogenannte »Außenlage«, welche bei Astacus auf die »Grenzmembran« folgt, dieser Lage entspricht. Nun folgt die dritte, untere Lage, die auf Fig. 20, Taf. XXIV mit *u* bezeichnet ist. Sie lässt sich überall erkennen und grenzt in dem Fall, wo die mittlere Lage *m* fehlt, unmittelbar an die »Grenzmembran«. Diese Lage zeigt eine deutliche, regelmäßige Schichtung, die hier und da von aufsteigenden Bälkchen durchsetzt scheint. Diese Bälkchen beruhen auf einer vertikalen Anordnung einzelner Waben von mehreren Schichten; manchmal steigen solche Bälkchen auch etwas schief auf. Abgesehen von diesen Bälkchen sind die Waben dieser Lage ganz regelmäßig parallel der Oberfläche in Schichten angeordnet. Fig. 20 der Taf. XXIV ist nach einem Präparat gezeichnet, auf welchem man die drei Lagen ganz klar unterscheiden konnte. Die zweite Lage *m* wurde etwa 4 μ dick, während die Dicke der unteren Lage *u* 8 μ betrug. Dieser Dicke von 8 μ entsprachen 14 Schichten von Waben, was eine Dicke von weniger als 1 μ (etwa $4/7$ μ) für jede Schicht ergiebt.

Die Zerklopfungspräparate (nach der Maceration) bestätigten auch in diesem Falle das Vorkommen der wabigen Struktur. Auf Fig. 21 (Taf. XXIV) sind einige Fragmente des Notums dargestellt. Man kann keine echten Fasern finden; die scheinbaren Fasern, die man beobachtet, besitzen immer die Knotenpünktchen und die von ihnen ausgehenden Wände der Waben. Was aber sehr interessant war, war die Thatsache, dass man häufig bemerken konnte, dass beim Zerklopfen die Panzerstückchen in isolirte Platten zerfielen, die den einzelnen Schichten entsprechen, auf welchen man die schon oben geschilderten polygonalen Felder sah; bei weiterem Zerklopfen zerfielen diese Platten in einzelne polygonale Felder, also nach den Grenzen der Zellbezirke, wo, wie es scheint, der Zusammenhang der Waben am schwächsten ist. Hieraus folgt, dass die Zellbezirkszeichnung durch die gesammte Dicke der Cuticula hindurchgeht. Dass sie mit den unterliegenden Epithelzellen übereinstimmt, darf für die Decapoda, nach den Erfahrungen der früheren Forscher, als sicher betrachtet sein (M. BRAUN, 1875).

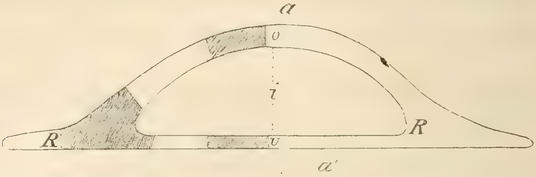
V. Die Struktur des Kokons von Nephelis vulgaris Moq.-Tand.

Da ich zufällig beobachtete, dass die Kokons von Nephelis schöne wabige Strukturen zeigen, so habe ich auch dieses Objekt etwas näher untersucht.

Wie bekannt (s. z. B. R. LEUCKART 1863, p. 685, VOGT und YUNG 1888, p. 340) werden die Kokons von Nephelis wie die anderer Hirudineen von Drüsen des Clitellums zuerst als ein Schleim ausgeschieden, der nachher feste Konsistenz erhält. Nach der Befestigung des Kokons zieht sich die Nephelis unter drehenden Bewegungen heraus und der Kokon, der einen elliptischen Umriss hat, wird endlich an beiden Polen durch zwei Pfropfen verschlossen. Der Kokon bleibt einige Zeit (zuweilen bis 12 Stunden) weiß mit einer gelblichen Nuance, dann wird er allmählich mehr und mehr gelb bis gelbbraun und behält diese Farbe sowohl bei langem Liegen im Wasser als in Alkohol; weder beim Kochen in koncentrirter rauchender Salzsäure (35,7%), noch in Kalilauge (35%) wird die gelbe Farbe verändert oder entfernt. Die Kokons sind nicht hart, sondern biegsam, elastisch und für Paraffinschnitte recht geeignet. Ich habe nur alte Kokons untersucht, die schon mehrere Monate in Wasser gelegen hatten. Da dieser Theil der vorliegenden Arbeit im Spätherbst gemacht wurde, so konnten frische Kokons nicht beschafft werden.

An dem Kokon kann man zwei Wände unterscheiden: die obere, welche konvex gewölbt ist und die untere, ebene, mit der der Kokon an fremden Körpern befestigt ist. Diese beiden Wände des Kokons, sowie der Rand, in welchem beide Wände in einander übergehen, wurden auf Totalpräparaten und Querschnitten untersucht. Beide Wände wurden von außen, sowie von innen betrachtet und ich unterscheide darum eine äußere und eine innere Fläche. Die äußere Fläche der oberen Wand ist frei, während diejenige der unteren

Wand an einem fremden Körper befestigt ist. Die beiden inneren Flächen gehen in einander über und bilden die Grenze der Höhle des Kokons. Auf einem Querschnitt erscheint der Kokon wie es nebenstehende Textfigur darstellt. Die gestrichelten Theile der Figur, die mit Buchstaben *R*, *O*, *U*, bezeichnet sind, entsprechen den Figuren 25, 27, 29, die auf der Taf. XXV bei starker Vergrößerung in Schnitten dargestellt sind.



Schematischer Querschnitt durch den Kokon von Nephelis. Die gestrichelten Theile entsprechen den Figuren 25, 27 und 29, Taf. XXV. *R*, der Rand entspricht der Fig. 25; *O*, die obere Wand entspricht der Fig. 27; *U*, die untere Wand der Fig. 29 (die letztere *U* ist relativ sehr dick gezeichnet, sie muss etwa $^{1}/_{5}$ der Dicke der oberen Wand sein); *a*, äußere Fläche der oberen Wand; *a'*, äußere Fläche der unteren Wand; *i*, beide innere Flächen.

So viel mir bekannt ist, wurde die feinere Struktur des Nepheliskokons bis jetzt nicht untersucht. MOQUIN-TANDON (1846, p. 174, 177), der die äußere Gestalt der Kokons von Hirudo und Nephelis (bei letzterer nennt er die Kokons »Kapseln« [capsules]) genau beschreibt, sagt nichts über die feinere Struktur derselben. RATHKE (1862, p. 3) bemerkt, die Kokons von Nephelis sind strukturlos. Wir werden gleich sehen, dass dies nicht der Fall ist. Ich schildere zuerst das äußere Aussehen des Kokons.

Wenn man die obere Wand von außen mit mittleren Vergrößerungen betrachtet, so scheint ihre ganze Oberfläche bei tiefer Einstellung des Tubus von dunklen sich kreuzenden Linien durchsetzt (Fig. 22, Taf. XXV), die in ziemlichen Abständen von einander in einer fein granulirten Grundsubstanz verlaufen. Diese Linien sind immer wellig. Es lässt sich wahrnehmen, dass sie in ihrem Verlauf zuweilen eine bestimmte Richtung einzuhalten neigen, ohne gerade parallel zu verlaufen. Unter einander anastomosiren sie reichlich und geben auch Zweige ab, die keine weiteren Verbindungen mit benachbarten Linien eingehen, sondern frei endigen. Bei oberflächlicher Betrachtung scheint man es mit einer Skulptur, ähnlich derjenigen des Kokons von Hirudo medicinalis zu thun zu haben. Die genauere Untersuchung stimmt aber mit dieser Anschauung nicht überein. Wenn man diese Struktur mit stärkerer Vergrößerung untersucht, so beobachtet man, dass die dunklen Linien nicht nur in dem äußeren Theil der Wand sich finden, sondern auch bei tieferer Einstellung des Tubus sich in den tieferen Schichten der Wand erkennen lassen. Sie ziehen über einander hin und können also keine Skulptur sein. Ferner bemerkt man bei starker Vergrößerung auch zwischen den Linien in der scheinbar feingranulirten Grundsubstanz bei einfacher Untersuchung in Wasser, ohne weitere Behandlung oder Färbung, eine feine Struktur, die ähnlich der schon erwähnten feinwabigen Struktur der Cuticula von Hirudo, Aulastomum und Gammarus ist. Diese Struktur ist auf Fig. 23, Taf. XXV bei etwa 2250facher Vergrößerung dargestellt. Wahrscheinlich hängen die dunklen Linien oder Fasern, die hier auch dargestellt sind zum Theil von einer bestimmten Anordnung der Waben ab, resp. sind sie dickere Züge der Grundsubstanz des Wabenwerks, die nichtwabig oder sehr feinwabig sind. Ähnliche Verhältnisse treten auch, wie Bütschli (1898, p. 58) zeigte, in feinwabig geronnenen Substanzen hier und da auf. Wie man bemerkt, sind die Waben hier ganz unregelmäßig angeordnet; selten sieht man eine Anzahl derselben in einer Reihe angeordnet. Wenn aber diese Anordnung auftritt, so ist diese Reihe durch ihre schärfere Abgrenzung von der umgebenden Masse deutlich zu unterscheiden. Wenn man jetzt das Mikroskop auf die tieferen Lagen der Wand einstellt, oder noch besser, wenn man dieselbe Wand von Innen betrachtet, so erblickt man das Bild, welches auf Fig. 24, Tafel XXV dargestellt ist. Das Aussehen der Wand des Kokons ist hier wesentlich verschieden; man sieht vor Allem keine dunklen Linien oder Fasern, wie in den oberen Schichten. Die innere Fläche der Wand ist ganz glatt. Die Substanz der Wand ist von einer großen Menge ziemlich ansehnlicher, blasiger Hohlräume durchsetzt. Alle diese Hohlräume oder Blasen haben (Fig. 24, Taf. XXV) mehr oder weniger rundliche Umrisse und sind zuweilen so dicht neben einander angeordnet, dass die Zwischensubstanz wie ein Gerüst von dünnen Balken erscheint. Diese Blasen sind abgeplattet, wie dies namentlich aus der Untersuchung der Querschnitte hervorgeht. Wenn man den Tubus hebt und senkt, so verschwinden die einen, während andere auftreten, woraus folgt, dass sie in verschiedenen Höhen die innere Partie der Wand durchsetzen. Im Allgemeinen zeigt also die tiefere oder untere Wandpartie die Beschaffenheit eines Schaumes, dem gröbere Schaumblasen beigemischt sind. Auf die Beschreibung der feineren Struktur der Grundsubstanz der tieferen Wandpartie werde ich erst bei der Betrachtung der

Querschnitte eingehen, weil ihre Strukturverhältnisse auf Flächenpräparaten sich nicht hinreichend deutlich zu erkennen geben.

Einfacher ist die untere Wand des Kokons gebaut. Von außen betrachtet, zeigt sie keine dunklen Linien oder Fasern in der Art wie die obere Wand. Auf den Präparaten, die unter der Luftpumpe aus Xylol ausgetrocknet worden waren, konnte man sehr klar die feinwabige Struktur der Grundsubstanz beobachten, in der auch blasige Hohlräume in geringer Anzahl auftreten, wie sie schon oben aus der oberen Wand beschrieben worden sind. Fig. 3, Taf. XXVI ist die vergrößerte Reproduktion einer Photographie, die von Herrn Professor O. Bütschli bei 1700facher Vergrößerng (Obj. 2 mm Oc. 8) bei tiefer Einstellung aufgenommen wurde. Die Figur stellt eine durch Zerreißen abgeblätterte ganz dünne Lamelle der unteren Wand dar. Der Rand der Abbildung zeigt eine Rissstelle. Man sieht recht klar die feinwabige Struktur der abgeblätterten Lamelle, in welcher selten einzelne Wabenreihen durch ihre schärfere Abgrenzung sich unterscheiden.

Ich gehe jetzt zur Besprechung der Querschnitte über, die meistens sehr gut gelungen waren, in Folge der geringen Härte der Kokons. Die Querschnitte (3—5 μ dick) durch den Kokon wurden mit Wasser auf die Unterseite des Deckglases, dem Rathe von Herrn Professor O. Bütschli folgend, aufgeklebt und entweder mit Delafield'schen Hämatoxylin stark gefärbt, oder direkt in Wasser untersucht. Noch geeigneter jedoch waren die Schnitte, welche aus Xylol unter der Luftpumpe ausgetrocknet wurden. Auf solchen Schnitten konnte man sehr klar die feine Struktur der beiden Wände, sowie die des Randes erkennen. Ich will mit der Betrachtung der beiden Wände beginnen, die bedeutend verschieden sind.

Die obere Wand (Fig. 27, Taf. XXV) ist circa 0,030 mm dick. Ihre äußere Grenzfläche *a* erscheint auf dem Querschnitt als eine mehr oder weniger wellige Linie, ist also nicht ganz glatt und eben, sondern unregelmäßig wellig. Diese unregelmäßige Skulptur der Oberfläche hat jedoch nichts mit den dunklen Linien oder Fasern zu thun, die oben aus der äußeren Partie der oberen Wand geschildert wurden, denn diese gehören der Substanz der Wand selbst an, sind keine Reliefzeichnungen, wie die genauere Untersuchung ergiebt. Die innere Grenzfläche *i* ist ganz flach wellig. In der ganzen Dicke der Wand kann man vier verschiedene Lagen unterscheiden: je eine äußerste oberflächliche *a*, eine innerste, den Hohlraum des Kokon begrenzende dünne Membran *i* und zwei mittlere, dickere Lagen *m* und *h*. Die äußere und die innere Grenzmembran sind einander ganz ähnlich. Beide sind etwas stärker lichtbrechend und bestehen aus einer einzigen Schicht von Waben und erreichen eine Dicke von kaum 1 μ. Die äußere war überall wahrzunehmen, während die innere sich nur sehr selten erkennen ließ. Beide Grenzmembranen haben etwa den Charakter von Alveolarsäumen. Die mittlere Hauptmasse zeigt zwei Lagen, die obere dünnere *m* erreicht etwa $^1/_3$ der ganzen Wanddicke, die untere, dickere *h* nimmt dann die übrigen $^2/_3$ der Wand ein. Beide zeigen den feinwabigen Bau sehr klar. In der oberen Schicht *m* sind die Waben bald unregelmäßig, bald mehr schichtenweise angeordnet; die Schichtung ist jedoch stets recht unregelmäßig, indem die Schichten mehr oder weniger wellig verlaufen, wobei sich häufig einzelne Schichten auskeilen. Häufig tritt jedoch auch stellenweise eine Neigung der Waben zu säuliger Anordnung hervor. In dieser Lage sieht man zuweilen auch größere Lücken, die als Spaltungen zwischen den Schichten auftreten. Die oben geschilderte obere Lage geht unmittelbar in die dickere untere *h* über, so dass man keine scharfe Grenze bemerken kann. Letztere bildet die Hauptmasse der oberen Wand des Kokons. Von der oberen mittleren Lage unterscheidet sich diese Lage hauptsächlich durch die große Anzahl der in ihr vorkommenden abgeplatteten bis unregelmäßigeren Lückenräume, welche den blasigen Hohlräumen entsprechen, die oben bei Besprechung des Flächenbildes der inneren Lage der oberen Wand des Kokon geschildert wurden (vgl. Fig. 24, Taf. XXV). Diese Lückenräume erscheinen auf dem Querschnitt immer parallel der Membranfläche gestreckt, und senkrecht zu ihr stark abgeplattet. Fig. 28, Taf. XXV stellt ein zerrissenes Fragment eines solchen dünnen Querschnittes dar. Die zerrissenen Ränder dieses Fragmentes lassen wiederum deutlich erkennen, dass es sich nicht um Fasern oder Fibrillen, sondern um Wabengerüste handelt.

Die untere Wand (Fig. 29, Taf. XXV) des Kokon bietet auch auf den Querschnitten einen viel einfacheren Bau dar. Ihre Dicke beträgt bis 0,005 mm und ist bedeutend geringer als die der oberen Wand. Diese Wand besteht aus drei Lagen, aus einer mittleren, dickeren und zwei dünneren Grenzsäumen, von denen der eine den Kokon nach außen (*a*), der andere (*i*) den Hohlraum des Kokon begrenzt. Die letztere Grenzmembran ist nichts Anderes als die Fortsetzung der entsprechenden Membran der oberen Wand und eben so entspricht die äußere Grenzmembran der der oberen Wand. Beide zeigen nur eine Schicht von Waben. Ihre Dicke erreicht nur selten 1 μ. Beide verlaufen fast ganz gerade und parallel zu einander, sie zeigen höchstens eine geringe Wellung. Zwischen diesen beiden Grenzmembranen liegt die mittlere Lage, die aus mehreren Wabenschichten besteht, deren Zahl zwischen 4 und 8 schwankt. Man sieht hier relativ weniger von den für die obere Wand so charakteristischen Lücken oder Blasen. Wenn sie aber auftreten, so sind sie gleichfalls längsgestreckt und abgeplattet. Die Schichtung tritt meistens sehr deutlich hervor.

Der Querschnitt durch den Rand ist auf Fig. 25 (Taf. XXV) dargestellt. Die äußeren Grenzmembranen *a* und *a'* stellen hier eine obere und eine untere Schicht vor. Die inneren Membranen *i* vereinigen sich und begrenzen den Randtheil von innen. Zwischen diesen einschichtigen Grenzmembranen liegt die Hauptmasse des Randes, die im Allgemeinen aus einer feinwabigen Grundsubstanz besteht, die von größeren mehr oder weniger unregelmäßigen Hohlräumen reichlich durchsetzt ist. In der Nähe der dünnen äußeren und inneren Membranen sind die feinen Waben, parallel der Oberfläche, in Schichten angeordnet und auch die großen Hohlräume laufen diesen Schichten mehr oder weniger parallel und sind entsprechend längsgestreckt. Die in der mittleren Partie des Randes liegenden Waben und Hohlräume haben eine mehr unregelmäßige Anordnung. Die Umrisse der blasigen Hohlräume sind immer rundlich. Letztere sind zuweilen so dicht zusammengedrängt, dass nur dünne einwabige Wände zwischen ihnen bleiben oder sogar ganz feine Membranen, in welchen von Struktur nichts mehr nachzuweisen ist. Die Grundsubstanz zeigt den feinen Wabenbau ganz vorzüglich mit schöner Ausprägung der Knotenpunkte. Häufig lässt sich auch an angeschnittenen Hohlräumen die wabige Struktur der Wand in der Flächenansicht schön wahrnehmen, wie dies auf Fig. 25 und 26 (Taf. XXV) bei *W* dargestellt ist.

Ich will hier noch Folgendes hervorheben. An den Querschnitten kann man Poren beobachten, welche die obere Wand des Kokons durchdringen. Es sind ganz einfache, unverzweigte, cylindrische Kanälchen, die einen Durchmesser von 0,002—0,004 mm erreichen. Ihr Verlauf ist senkrecht zur Oberfläche. Selten ließ sich an einem Porenkanal ein nach oben gehender blinder Seitenzweig beobachten, der sehr kurz war. Eine besondere Struktur der Wand des Kokons in der Umgebung der Poren war nicht aufzufinden. In der unteren Wand waren nie Poren zu sehen; auch bei der Flächenbetrachtung der oberen Wand einiger anderen Kokons konnte ich keine nachweisen. Wegen augenblicklichen Mangels an Material habe ich keine weiteren Untersuchungen hierüber gemacht.

Da die Kokonsubstanz ein Sekret der Hautdrüsen ist, das zweifellos im flüssigen Zustand an die Hautoberfläche tritt, um die Membran des Kokons zu bilden, so dürfen wir die beobachteten Bauverhältnisse der Kokonwand wohl sicher als die eines schaumig geronnenen, ursprünglich gelösten Stoffes betrachten. Dabei ist nicht ausgeschlossen, dass schon das ursprüngliche Sekret einen mehr oder weniger emulsiven oder schaumigen Charakter besitzen kann, welcher bei der unter dem Einfluss des umgebenden Wassers eintretenden Erstarrung und Gerinnung weiterhin vermehrt wird. Zur Entscheidung dieser Frage ist eine genauere Untersuchung des frischen Sekretes nöthig. Die größeren Hohlräume des allgemeinen Wabenwerks der Kokonwände können ihren Ursprung recht wohl der langsamen Gerinnung verdanken, welche es gestattet, dass stellenweise Schaumbläschen zu größeren Hohlräumen zusammenfließen. Hierfür spricht auch der Umstand, dass die Hohlräume in allen Größenabstufungen bis zur gewöhnlichen Wabengröße der Grundsustanz herab vorkommen.

Am Schlusse dieser Mittheilung will ich das chemische Verhalten der Kokons von Nephelis und Hirudo auf Grund der früheren Erfahrungen und einiger eigener Untersuchungen berücksichtigen. Ein Überblick der früher in dieser Richtung gemachten Studien ergiebt Folgendes.

Moquin-Tandon (1846, p. 179, 180) theilte eine von Filhol ausgeführte Analyse des äußeren schwammartigen Theils des Kokons von Hirudo medicinalis mit. Die Analyse ergab: Kohlenstoff 48,85%, Wasserstoff 6,37%, Stickstoff 17,32%, Sauerstoff und Schwefel 27,46%. Aus dieser Analyse schließt Filhol: »Il est évident que cette substance doit être classée, par sa composition, à côté des tissus cornés, comme Boullay l'a indiqué.« Boullay (1838, p. 310, ich citire nach Moquin-Tandon, weil ich mir Boullay's Arbeit leider nicht beschaffen konnte) meint, die innere Kapsel des Kokons von Hirudo sei eiweißartiger Natur (»est de nature albumineuse«), nach seinen Untersuchungen sei ihre Reaktion die des geronnenen Eiweißes. Dies ist jedoch nicht die Meinung von Filhol (siehe Moquin-Tandon 1846, p. 181), der fand, dass »cette matière appartient évidement à la classe des tissus cornés; sa composition est sensiblement la même que celle de l'épiderme, des cheveux, de la laine«. Eine von FILHOL ausgeführte Analyse ergab, dass die innere Kapsel des Kokons von Hirudo folgende chemische Zusammensetzung hat: Kohlenstoff 50,72%, Wasserstoff 7,00%, Stickstoff 17,48%, Sauerstoff und Schwefel 24,80%.

Nach FILHOL und BOULLAY löst sich die Substanz des Kokons von Hirudo in koncentrirter Salzsäure, Salpetersäure und Kalilauge, in beiden letzteren sehr schwer.

Leider scheinen diese aus den Jahren 1838 und 1846 stammenden Angaben den späteren Forschern, welche die Substanz der Kokons von Hirudo und von Nephelis meist als Chitin betrachtet haben, fast unbekannt geblieben zu sein.

MAX SIGMUND SCHULTZE bemerkte (1851, p. 33): »die lederartigen Kapseln der Eier von Clepsine und Nephelis« sind vollkommen unlöslich in kochender koncentrirter Kalilauge, in Ammoniak und Essigsäure, löslich dagegen in kochender koncentrirter Schwefelsäure, sowie in einer mäßig koncentrirten kochenden Chromsäurelösung. In kochender Salzsäure sind sie nach ihm sehr schwer löslich. Aus diesem Grunde vergleicht SCHULTZE die Kokonsubstanz beider Hirudineen mit Chitin. R. LEUCKART (1852, p. 25) sagt, dass die von ihm gemachten Untersuchungen an verschiedenen Würmern sowie an dem Kokon von Hirudo die Angaben C. SCHMIDT's und M. SCHULTZE's über die Verbreitung des Chitins bei den Ringelwürmern bestätigen. Später (1863, p. 684 Anm.) bemerkt LEUCKART, die auf seine Veranlassung von Dr. KÖRNER ausgeführten Untersuchungen der Kokons von Hirudo haben seine »früheren Angaben, dass dieselben aus Chitin beständen, vollkommen bestätigt«. Dr. KÖRNER hatte gefunden, dass die Kokons in verdünnten Säuren und Kalilauge unlöslich waren. Nach mehrstündiger Behandlung mit Schwefelsäure lösten sich die Kokons vollständig. »Die kaum gefärbte Lösung wurde mit dem 100fachen Volum Wasser verdünnt (wobei sich keine Trübung zeigte) und unter Ersatz des verdampfenden Wassers zum Sieden erhitzt und schließlich mit Kalk neutralisirt, wobei sich deutlich Ammoniak entwickelte. Die vom ausgeschiedenen Gips durch Filtration getrennte Flüssigkeit reducirte FEHLING'sche Lösung mit Leichtigkeit.« Die letzte Angabe deutet auf Chitin hin, während die erste, die Unlöslichkeit in verdünnten Säuren und Kalilauge, jedenfalls nicht als Nachweis des Chitins dienen kann, weil dasselbe sich in ganz koncentrirter Kalilaugelösung beim Kochen nicht löst, die Löslichkeit der Kokonsubstanz in koncentrirter Kalilauge wurde aber schon von FILHOL (siehe oben) hervorgehoben, was gegen Chitin spricht. In der zweiten Auflage seiner »Parasiten des Menschen« (1894, p. 537) sagt R. LEUCKART nur ganz kurz, die Kokons sind »chitinige Kapseln«.

Ich will schießlich noch W. VOIGT's Angabe (1886, p. 105) anführen, der sagt, dass die Kokonmembran von Branchiobdella nicht aus »echtem Chitin« bestehe, weil sie sich in Kalilauge löse.

Ich gehe nun zu einigen eigenen Untersuchungen über, die mit den Kokons von Nephelis und Hirudo angestellt wurden. In beiden Fällen wurden alte, mehrere Monate, oder bei Hirudo jahrelang in Alkohol konservirte Kokons verwendet.

Die von mir untersuchten Kokons von Nephelis, sowie die Stückchen des Kokons von Hirudo lösen sich schwer, etwa nach fünf bis zehn Minuten langem Kochen in 35 $^0/_0$iger Kalilauge; eben so auch beim Kochen in 36 $^0/_0$iger Salzsäure. In beiden Fällen erhält sich die gelbe Farbe der Substanz bis zuletzt, wo die Masse schließlich plötzlich in kleinste Stückchen zerfällt, die sich bei weiterem Kochen in einigen Sekunden völlig lösen. Die Substanz der Kokons von Nephelis und Hirudo löst sich bei gewöhnlicher Temperatur nicht oder jedenfalls äußerst schwer und langsam in 89 $^0/_0$iger Schwefelsäure. Sie blieb zwei Tage in derselben unverändert. Auf dem Wärmschrank bei circa 40° C. erhalten die Kokonstückchen zunächst in der Schwefelsäure eine tief rothbraune Färbung und lösen sich nach zwei bis drei Tagen ziemlich vollständig zu tief rothbrauner Flüssigkeit. Werden Stückchen von geronnenem Hühnereiweiß oder Hornsubstanz des Nagels mit 89 $^0/_0$iger Schwefelsäure in ähnlicher Weise behandelt, so nehmen sie gleichfalls früher oder später eine tief rothe bis rothbraune Farbe an und gehen schließlich in Lösung. Mit Jodtinktur färbt sich die Substanz der Kokons beider Egel sehr rasch tief gelb bis braun, giebt jedoch hierauf bei Schwefelsäurezusatz keine Cellulosereaktion.

Wie schon BOULLAY (siehe oben) nachwies, geben die Kokons von Hirudo und wie ich fand, noch kräftiger die von Nephelis, die Eiweißreaktionen. Die LIEBERMANN'sche Reaktion gelang mit dem Kokon von Nephelis sehr gut: bei Behandlung des Kokons mit rauchender (35,7 $^0/_0$iger) Salzsäure und Zusatz eines Tropfens von 89 $^0/_0$iger Schwefelsäure erhielt der Kokon beim Erwärmen eine deutliche violette Färbung. Auch die Xanthoproteinreaktion war ganz deutlich. Besonders überzeugend ist ferner bei Nephelis die

Reaktion mit dem MILLON'schen Reagens, wobei sich der Kokon tief roth färbt.

Die Kokons beider Egel sind sehr resistent gegen künstlichen Magensaft, in welchem sie 7 Wochen bei einer Temperatur von circa 40° C. blieben, wobei die von Nephelis keine deutliche Veränderung zeigten, und noch die Eiweißreaktion mit MILLON'schem Reagens gaben, während die Stückchen des Hirudo-Kokons erst nach drei bis vier Wochen in kleinste Fragmente zerfielen und sich theilweise lösten.

Weiter wurde ein Kokon von Nephelis in drei bis fünf Tropfen 89%iger Schwefelsäure nach zwei bis drei Tagen Erwärmen auf dem Wärmschrank bei circa 40° C. gelöst. Die Lösung wurde hierauf mit Wasser circa 15fach verdünnt und auf dem Wasserbad ein paar Stunden auf 100° C. erwärmt. Nach der Neutralisation mit Kali- oder Natronlauge konnte man in der Lösung mit der FEHLING'schen Probe keine oder nur geringste Spuren von Zucker nachweisen. Derselbe Versuch wurde mit einem Stück Kokon von Hirudo angestellt, ohne Zuckerreaktion zu erhalten.

Alle diese Erfahrungen sprechen dafür, dass die Kokonsubstanz dieser Hirudineen kein Chitin ist, sondern ein Stoff, welcher den Albuminoiden zugerechnet werden muss, wie es schon früher von BOULLAY (siehe oben) hervorgehoben wurde. Die Kupferreduktion bei Nephelis, die nur ganz gering war, kann vielleicht auf einer zufälligen unbedeutenden Beimengung von Mucin beruhen. Eine genauere chemische Analyse dieser Kokons, namentlich auch die Bestimmung des Schwefelgehaltes, wäre von Interesse wegen der eventuellen Beziehungen der Substanz zu Keratin.

Zum Schluss fühle ich mich verpflichtet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. O. BÜTSCHLI, unter dessen Leitung und steter Mitwirkung diese Arbeit ausgeführt wurde, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Gleichzeitig danke ich auch Herrn Professor Dr. A. SCHUBERG für seine liebenswürdigen Rathschläge und Mithilfe.

Heidelberg, im März 1899.

Verzeichnis der citirten Litteratur.

1888. STEPH. APÁTHY, Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. Mittheilungen aus der Zool. Stat. Neapel. Bd. VIII, 2. Heft.
1894. A. VAN BÖMMEL, Über Cuticularbildungen bei einigen Nematoden. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. X.
1838. BOULLAY, siehe CHARPENTIER.
1884. A. BOURNE, Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. Quart. Journ. of microscop. sc. Vol. XXIV.
1875. M. BRAUN, Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung von Astacus fluviatilis. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. II.
1892. O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
1894. —— Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokrystallen und die Struktur von Cellulose- und Chitinmembran. Verhandlungen des naturhist.-medic. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. V.
1896. —— Über Strukturen künstlicher und natürlicher quellbarer Substanzen. Verhandlungen des naturhist.-medic. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. V, 4. Heft.
1898. —— Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche außerhalb des Organismus entstehen. Leipzig.
1838. A. CHARPENTIER, Rapport par BOULLAY et GUIBOURT. Journ. Pharm. Tome XXIV.
1869. ED. CLAPARÈDE, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (Lumbricus terrestris L.). Diese Zeitschr. Bd. XIX.
1865. M. D'UDEKEM, Mémoire sur les Lombriciens. Mém. de l'Acad. R. des sciences etc. de Belgique. Tome XXXV.
1887. HUGO EISIG, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. XVI. Berlin.
1889. GIGLIO-TOS, Studio istologico sull' integumento dell' Aulastomum gulo Moqu.-Tand. Bolletino dei Musei di Zool. ed Anat. comp. della R. Univers. di Torino. No. 69. Vol. IV.
1897. S. EDWIN GOODRICH, Notes on Oligochaetes with the Description of a New Species. Quart. Journ. of microsc. sc. Vol. XXXIX.
1850. A. E. GRUBE, Die Familien der Anneliden. Archiv für Naturgeschichte. XVI. Jahrg.
1893. N. P. KRAWKOW, Über verschiedenartige Chitine. Zeitschr. für Biologie. N. F. Bd. XI. (Bd. XXIX der ganzen Reihe.)
1889. N. M. KULAGIN, Materialien zur Naturgeschichte der Regenwürmer (Fam. Lumbricidae Vejd.). Nachrichten der K. Gesellschaft der Freunde der Naturk., Anthrop. und Ethnogr. Vol. LVIII, 2. Heft. (Russisch.)
1880. RAY LANKESTER, On Intra-Epithelial capillaries in the Integument of the Medicinal Leech. Quart. Journ. of microsc. sc. Vol. XX.
1852. R. LEUCKART, Über das Vorkommen und die Verbreitung des Chitins bei den wirbellosen Thieren. Archiv für Naturgesch. XVIII. Jahrg.

1863. R. Leuckart. Die menschlichen Parasiten. Bd. I. 1. Auflage. Leipzig u. Heidelberg.

1894. —— Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Bd. I, 5. Lief. Leipzig.

1849. Fr Leydig, Zur Anatomie von Piscicola geometrica mit theilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen. Diese Zeitschr. Bd. I.

1855. —— Zum feineren Bau der Arthropoden. Archiv für Anat. u. Physiol. u. wiss. Medicin.

1865. —— Über Phreoryctes Menkeanus Hoffm. nebst Bemerkungen über den Bau anderer Anneliden. Archiv für mikr. Anat. Bd. I.

1885. —— Zelle und Gewebe. Bonn.

1877. A. v. Mojsisovics, Kleine Beiträge zur Kenntnis der Anneliden. Sitz.-Ber. Akad. Wien. Math.-naturw. Klasse. Abth. 1. Bd. LXXVI.

1846. Moquin-Tandon, Monographie de la famille des Hirudinées. Nouv. Édition. Paris.

1862. H. Rathke, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig.

1889. Rémy Saint-Loup, Recherches sur l'organisation des Hirudinées. Annales des Sc. nat. Zoologie. VI. Série. T. XVIII.

1851. Max Sigmund Schultze, Beiträge zur Naturgeschichte der Planarien. Greifswald.

1882. Tycho Tullberg, Studien über den Bau und Wachsthum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kon. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. XIX. No. 3.

1888. C. Vogt und E. Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. I. Braunschweig.

1883. W. Voigt, Die Varietäten der Branchiobdella Astaci Odier. Zool. Anz. VI. Jahrg. Nr. 134.

1886. —— Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von Branchiobdella varians. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. VIII.

Erklärung der Abbildungen.

Die feineren Strukturen sind stets mit stärksten Vergrößerungen Obj. 2 mm (Zeiss oder Seibert) und den Ocularen 12 und 18 untersucht und gezeichnet, auch wo dies nicht besonders bemerkt ist.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Ein Stück der isolirten Hornfaser von Hircinia flavescens. Präparat im Wasser.

Fig. 2. Ein Stück der isolirten Hornfaser von H. variabilis. Präparat im Wasser. Optischer Längsschnitt.

Fig. 3. Ein Stück der isolirten Hornfaser von H. flavescens. Aus Xylol unter der Luftpumpe ausgetrocknet, darauf in geschmolzenen Kanadabalsam eingebettet.

Fig. 4. Ein Stückchen der isolirten Hornfaser von H. variabilis. Aus Xylol unter der Luftpumpe ausgetrocknet. Präparat in Luft.

Fig. 5*a*—*c*. Fragmente macerirter Hornfasern von Hircinia flavescens. Behandlung mit JAVELLE'schem Wasser. Färbung mit Gentianaviolett. Genaueres im Text p. 380. Präparat im Wasser. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 6. Querschnitt durch eine Hornfaser von H. flavescens. Präparat im Wasser. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 7. Optischer Durchschnitt von einem Stück Cuticula von Lumbricus terrestris. Färbung mit essigsaurem Eisenoxyd und Hämatoxylin. Präparat im Wasser. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 8. Querschnitt durch die Haut von Lumbricus. Färbung mit essigsaurem Eisenoxyd und Hämatoxylin. *Ep*, Epithelzellen; *Cu*, Cuticula. Präparat im Wasser. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 9. Stück Cuticula von Lumbricus. Aus Xylol unter der Luftpumpe ausgetrocknet. Präparat in geschmolzenen Kanadabalsam eingebettet. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 10. Der Rand eines zerrissenen Stückes von Lumbricus-Cuticula. Färbung mit essigsaurem Eisenoxyd und Hämatoxylin; darauf mit Nadeln zerzupft. Präparat im Wasser. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 11. Optischer Durchschnitt von einem Stück Cuticula von Aulastomum gulo. Aus Xylol unter der Luftpumpe ausgetrocknet. Präparat in Luft. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 18 (ZEISS).

Fig. 12. Dasselbe Stück von Cuticula wie Fig. 11. Der Porus einer Hautdrüse. *a*, äußerer Wulst; *r*, Rand; *o*, die Öffnung des Porus selbst. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 13. Dasselbe Stück Cuticula von Aulastomum wie auf den Figg. 11, 12. Eine andere Art von Poren der Hautdrüsen. *a*, äußerer Wulst; *o*, die Öffnung der Poren. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 14. Optischer Durchschnitt durch die Cuticula von Aulastomum; eine doppelte Pore ist im Durchschnitt getroffen. Behandlung wie Fig. 11—13. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 15. Eine andere Art von Pore in optischem Querschnitt. Behandlung der Cuticula (Aulastomum) wie bei Fig. 11—13. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 16*a*—*c*. Drei verschiedene Formen der doppelten Poren in der Cuticula von Aulastomum. Flächenansicht.

Fig. 17. Eine Gruppe der zu einem Sinnesorgan gehörigen Poren auf einem hellen Feld in der Cuticula von Aulastomum. Färbung mit essigsaurem Eisenoxyd und $^1/_2$%igem Hämatoxylin. Flächenansicht. Präparat im Wasser. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 18. Ein Stückchen der Cuticula von Aulastomum. Flächenansicht (Schema). Die Zickzacklinie *a*—*b* zeigt die Grenze zwischen zwei polygonalen Zellbezirken. Nach einem aus Xylol im Vakuum ausgetrockneten Präparat. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 19. Die polygonalen Zellbezirke in dem Chitinpanzer (Notum) von Gammarus fluviatilis. Aus Xylol unter der Luftpumpe ausgetrocknet. Präparat in Luft. Tief eingestellt. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 20. Querschnitt durch die Rückenwand des Chitinpanzers von Gammarus fluviatilis. Färbung mit essigsaurem Eisenoxyd und $^1/_2$%igem Hämatoxylin. *a*, äußere Schicht (Grenzmembran); *m*, mittlere Lage; *u*, untere Lage. Präparat im Wasser. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 21 *a—c*. Macerationsprodukte des Chitinpanzers von G. fluviatilis. Präparat im Wasser. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Tafel XXV.

Fig. 22. Kokon von Nephelis vulgaris. Obere Wand von außen. Obere Partie. Tief eingestellt. Präparat im Wasser. Schwächere Vergrößerung. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 23. Kokon von Nephelis. Obere Wand von außen. Obere Partie. Präparat im Wasser (dasselbe wie Fig. 22). Tief eingestellt. Stärkere Vergrößerung. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 18 (ZEISS).

Fig. 24. Kokon von Nephelis. Obere Wand von innen. Tiefere Partie der Wand: tief eingestellt. Präparat im Wasser. Obj. 1/12 hom. Imm. (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 25. Kokon von Nephelis. Querschnitt durch den Rand. Aus Xylol im Vakuum ausgetrocknet. Präparat in Luft. *a*, äußere Grenzmembran der oberen Wand; *a'*, die der unteren Wand; *i*, die innere Grenzmembran; *o*, der Übergang in die obere Wand, *u*, der in die untere Wand. *W*, die Wände der blasigen Hohlräume in Flächenansicht getroffen. Obj. 1/12, hom. Imm. (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 26. Dasselbe Präparat wie Fig. 25. Ein Detail bei stärkerer Vergrößerung. *W*, die Wand des Hohlraumes im Querschnitt flach getroffen. Obj. 2 mm (SEIBERT), Oc. 18 (ZEISS).

Fig. 27. Kokon von Nephelis. Querschnitt durch die obere Wand. Behandlung wie bei Fig. 25. *a*, äußere Grenzmembran; *m*, obere mittlere Lage; *h*, untere mittlere Lage; *i*, innere Grenzmembran. Obj. 1/12 hom. Imm. (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 28. Kokon von Nephelis. Zerrissenes Stück der mittleren Lage der oberen Wand von demselben Präparat wie Fig. 27. Stark vergrößert. Obj. 1/12 hom. Imm. (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 29. Kokon von Nephelis. Querschnitt durch die untere Wand; dasselbe Präparat wie Fig. 27 und 28. *i*, innere Grenzmembran; *m*, mittlere Lage; *a'*, äußere Grenzmembran. Obj. 1/12 hom. Imm. (SEIBERT), Oc. 12 (ZEISS).

Tafel XXVI.

Die Figuren dieser Tafel sind vergrößerte Reproduktionen von Mikrophotographien, die von Herrn Professor O. BÜTSCHLI hergestellt wurden.

Fig. 1. Kokon von Nephelis vulgaris. Untere Wand in Flächenansicht. Eine abgeblätterte Lamelle. Aus Xylol im Vakuum ausgetrocknet. Präparat in Luft. Obj. 2 mm, Oc. 8. Einstellung tief. Vergr. 3000.

Fig. 2. Querschnitt durch eine Hornfaser von Hircinia flavescens. Präparat im Wasser. Obj. 16 mm Proj. Oc. 4. Vergr. 200.

Fig. 3. Eine Partie der Fig. 2 bei stärkerer Vergrößerung. Obj. 2 mm. Oc. 8. Vergr. 3000.

Über die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten.

Von

A. Goette

(Straßburg i. E.).

Mit Tafel XXVII—XXIX und 3 Figuren im Text.

Die Untersuchung wurde in der Hauptsache an einer Reihe von Föten der Chelone imbricata ausgeführt, die ich der Güte des Herrn Dr. Voeltzkow verdanke. Zur Ergänzung dienten Föten von Podocnemis sp., Emydura albertsii und ganz junge Clemmys caspica. Die angegebenen Längenmaße beziehen sich auf den integumentalen Rückenschild. Von allen diesen Stücken wurden Querdurchschnitte und Sagittalmediandurchschnitte durch die Mitte des Rumpfes, meist auch durch seine Endabschnitte hergestellt und die Abbildungen durchweg in derselben Vergrößerung gezeichnet.

Chelone imbricata.

Fötus (1 cm).

Der Rücken dieser Föten ist gleichmäßig gewölbt, glatt, der wulstige Seitenrand des Hautschildes liegt noch über der Mitte der Körperhöhe, die Bauchseite wölbt sich eben so stark hervor wie bei anderen Reptilienföten (Fig. 1).

Am Stammskelett zeigt sich die Chorda etwas dorso-ventral abgeplattet, intervertebral an der Unterseite etwas eingezogen, so dass der untere Längskontour festonartig verläuft (Fig. 4). Der Gallertkörper der Chorda ist nicht mehr ganz intakt. — Die zellige Chordascheide ist in der Längsrichtung der Chorda noch genau angepasst, vertebral ausgebaucht, intervertebral eingeschnürt; in der Einschnürung befindet sich aber ein schwach vorspringender Wulst, der jedoch eben so wie die Einschnürung an der Oberseite der Scheide verstreicht (Fig. 4). Der ganze Intervertebralring besteht aus einer koncentrisch faserigen Masse, während die übrige Chordascheide schon knorpelähnlich ist (Fig. 2). Ihr vertebraler Abschnitt oder der primäre Wirbelkörper ist seitlich und aufwärts in einen wulstigen Rand ausgewachsen, der ganze Körper daher kahnförmig (Fig. 3).

Die gleichfalls schon halb knorpeligen oberen Wirbelbögen liegen intervertebral, indem sie, wie die Übergänge zu den Hals- und den Schwanzwirbeln lehren, sich über die Vordergrenze ihrer Wirbelkörper verschoben haben (Fig. 5). Ihre Basen keilen sich von oben zwischen die Randwülste der angrenzenden Wirbelkörper, die dadurch etwas aufgebogen erscheinen; abwärts verschmälern sich die Basen zu lang dreieckigen Zipfeln, die die Intervertebralringe bis zur halben Höhe verdecken. An den Querdurchschnitten verläuft daher die deutliche Grenze zwischen Bogen und Körper nur innerhalb des Bereichs des schmalen Intervertebralringes koncentrisch zur Chorda und seitlich von ihr (Fig. 2); davor und dahinter befindet sie sich aber ausschließlich über dem Rande des kahnförmigen Wirbelkörpers (Fig. 1); und da diese oberen Theile der Wirbelbögen sich schnell in der Richtung von vorn nach hinten verbreitern, so sind die letztgenannten vertebralen Querdurchschnitte häufiger anzutreffen, als die intervertebralen mit den tief hinabreichenden Bogenbasen, die, wie es scheint, bisher übersehen wurden (HOFFMANN, HAYCRAFT).

Die aufsteigenden Theile der Wirbelbögen sind ebenfalls breit und entsenden in halber Höhe einen vorderen und einen hinteren Gelenkfortsatz; die einander entgegenwachsenden Fortsätze zweier Wirbel erreichen einander aber nie (Fig. 5). — Zwischen beiden Fortsätzen erhebt und verdickt sich das oberste Ende des Bogens zu einem stumpfen Höcker (Spinalhöcker), der aber von seinem Gegenstück getrennt seitlich liegen bleibt (Fig. 1—3). Von der Basis jedes Spinalhöckers wächst jedoch ein dünner Knorpelsaum über den Wirbelkanal zur anderen Seite hin. Zwischen den auf einander folgenden Wirbelbögen spannt sich eine dichte und dicke Bindegewebsmasse aus, die in das Perichondrium der Bögen übergeht und nur an den Durchtrittsstellen der Spinalnerven unterbrochen ist: das Zwischenbogenband oder Intercruralligament (Fig. 5).

Die Rippen gehen von den Wirbelbogenbasen aus und ihre Köpfchen greifen erst ganz wenig auf die anstoßenden Wirbelkörper über (Fig. 1, 5). Am vorderen Rande scheinen sie kontinuirlich in die Bögen überzugehen (Fig. 2), weiter rückwärts zeigt sich aber zwischen ihnen eine dunkle Grenzzone wie bei den gewöhnlichen sich abgrenzenden Rippen. Ein ähnliches Gewebe liegt zwischen den Rippenköpfchen und den Wirbelkörpern. Mit den Intervertebralringen kommen die Rippen überhaupt nicht in Berührung. Die Angabe Hoffmann's (18, p. 99), dass die Rippen der Schildkröten Auswüchse des Intervertebralknorpels seien, beruht eben nicht auf der Kenntnis ihrer Entwicklung, sondern bloß ihrer späteren Zustände. — Nur am proximalen Ende sind die Rippen etwas nach oben ausgebogen, ihr übriger Verlauf ist ein gerader; sie enden am Randwulst des häutigen Rückenschildes, dringen aber noch nicht in ihn ein (Fig. 1). Ihr Perichondrium ist nach allen Seiten deutlich abgesetzt und in keine von Rippe zu Rippe sich fortziehende Fascie fortgesetzt (Fig. 6—8). Rathke kam auf die Beschreibung einer solchen Fascie durch ungenaue Beobachtungen älterer Entwicklungsstufen der Schildkröten, was sich aus der damaligen Untersuchungsmethode zur Genüge erklärt. Ganz unbegreiflich ist aber die aus zahlreichen Durchschnitten verschiedener Entwicklungsstufen geschöpfte Behauptung Haycraft's, dass die Wirbel und Rippen der Schildkröten überhaupt kein Perichondrium oder Periost besäßen[1]; es ist vielmehr in den Rippen der Schildkröten, wie ich noch zeigen werde, schärfer ausgeprägt als bei irgend welchen anderen Thieren.

Die dorsalen Stammmuskeln beginnen mit einem verdickten Rand etwas über den Wirbeln und ziehen dann in dünner Schicht bis an den äußeren Randwulst, wo sie in einen starken Muskelbauch übergehen, der bereits der künftigen Bauchseite angehört (Fig. 1—3). Über den Wirbelbögen hängen die Muskelsegmente unmittelbar zusammen (Rückenmuskeln); weiter abwärts verbreitern sich aber die über den Rippen liegenden Zwischenmuskelsehnen ganz außerordentlich auf Kosten der verschmälerten eigentlichen Muskelsegmente, die sich rinnenförmig zwischen die Rippen einsenken (äußere Intercostalmuskeln Fig. 6—8). Der Übergang der Rückenmuskeln in die Intercostalmuskeln bezeichnet auch ungefähr die Grenze von Rippenkörper und Rippenhals. Die breiten Sehnen der Intercostalmuskeln sind übrigens nur noch über den oberen Rippenabschnitten kenntlich; weiter abwärts verschwinden sie vollständig, so dass die schmalen Muskelstreifen ganz frei in der Tiefe zwischen den Rippen liegen.

---

[1] Die Abbildungen Haycraft's, die sich auf Föten der gemeinen Süßwasserschildkröte, von Chelone mydas und »Horopas« soll heißen: Homopus areolatus beziehen, entsprechen allerdings seiner Ansicht, aber nicht den Ansprüchen, die man heute bei der Wiedergabe histologischer Bilder billigerweise erheben kann.

Mit deutlichem Abstande von dieser Muskulatur liegt über ihrem oberen Drittheil eine dünne Schicht eines dichten indifferenten Gewebes, die nach oben und nach unten wieder verstreicht, intercostal ebenfalls ein wenig eingesenkt, aber dort gerade am dünnsten, über den Rippen am stärksten ist. Nach ihrer Lage kann diese Außenschicht nur auf die rudimentäre Anlage eines M. obliquus externus bezogen werden (Fig. 1—3, 6—8 *ex*).

Die Spinalnervenstämme spalten sich vom Ganglion ab in zwei Äste, von denen der eine unter den Intercostalmuskeln hinabzieht, der andere, nachdem er zwischen ihnen und den Rückenmuskeln hindurchgetreten ist, die ersteren außen begleitet (Fig. 3, 6—8).

Die beschriebenen Skeletttheile und Muskeln stehen von der noch sehr dünnen Oberhaut ziemlich weit ab; dieser Zwischenraum ist mit einem sehr lockeren, nicht geschichteten oder verfilzten, sondern bloß netzartigen Bindegewebe ausgefüllt, das neben den Rippen bis zu dem von ihnen gleichfalls noch weit abstehenden Bauchfell vordringt (Fig. 1—3, 6—8). Unmittelbar unter der Epidermis ist das Bindegewebe dichter und dunkler; gegen den Randwulst hin sondert sich diese Schicht immer deutlicher ab, umkreist in einiger Entfernung die Rippenenden und erhält in der Bauchwand eine beinahe ligamentöse Begrenzung gegen das unterliegende lockere Bindegewebe (Fig. 1). Da in dieser subepidermoidalen Schicht der Bauchwand bereits die Anlagen der Plastronstücke (*pl*) sichtbar werden, ist jeder Zweifel ausgeschlossen, dass es sich um eine wirkliche Cutis handelt, die also überall durch ein reichliches subcutanes Bindegewebe von den Muskeln und dem Stammskelett getrennt ist.

Haycraft hat ausdrücklich jede derartige Sonderung des subepidermoidalen Bindegewebes in Abrede gestellt. Sein Irrthum wird dadurch noch auffälliger, dass jene Sonderung auf der folgenden Entwicklungsstufe sich noch schärfer ausprägt.

Chelone imbricata.

Fötus (1,1 cm).

Am Rücken beginnt die Abgrenzung der großen Schuppen: die Reihe der mittleren spinalen Schuppen ist von den seitlichen und diese sind von dem Randwulst durch seichte Furchen gesondert; der letztere ist tiefer hinabgerückt.

Die Veränderungen an den Wirbeln beschränken sich auf eine geringe allgemeine Vergrößerung und eine stärkere Ausbildung der Spinalhöcker (Fig. 10, 11). Während sie wallartig bis über das Niveau der anliegenden Muskeln auswachsen, vereinigen sich zwischen ihnen die beschriebenen Säume über dem Wirbelkanal, so dass sie den Boden einer zwischen den Höckern liegenden Rinne bilden. Die Spinalhöcker selbst vereinigen sich niemals, sondern verwandeln sich in die Seitenränder des flachen Daches.

Die Rippen sind etwas verlängert, aber sonst unverändert; die Intercostalmuskeln sind noch tiefer gesunken und die beiden Nerven liegen ihnen eng an (Fig. 11). Diese Lageveränderung ist die Folge davon, dass das ganze subcutane Bindegewebe, einschließlich seiner Fortsetzung bis zum Bauchfell, ganz außerordentlich zusammengefallen ist und dadurch einerseits die Cutis, andererseits das Bauchfell den Rippen und der Muskelschicht genähert hat (vgl. Fig. 8 und 11). In Folge dessen sinkt das ganze Integument zwischen den Rippen etwas ein und bildet über ihnen flache Wülste, die den Verlauf der ersteren schon äußerlich erkennen lassen. Auch über den Wirbeln und Rückenmuskeln ist das subkutane Bindegewebe zusammengefallen, doch nicht so stark wie über den Rippen. Die beschriebene Außenschicht, die mitten in jenem Bindegewebe lag, ist durch dessen Zusammenziehung an die unterliegenden Theile gepresst; so bedeckt sie wie eine Fascie die Rückenmuskeln, um von dort in das Periost der Wirbelkörper und abwärts in dasjenige der Rippen überzugehen (Fig. 9, 10). Und zwar entsteht diese die Muskeln überspannende häutige Verbindung der Wirbelbögen und Rippen zu einer Zeit, wann sie noch durch eine deutliche subcutane Bindegewebsschicht von der Cutis getrennt ist, in der allein die unzweifelhaften Hautknochen sich entwickeln.

Chelone imbricata.

Fötus von 1,3—1,6—1,8 cm Länge.

Während der Rückenschild sich seitlich ausdehnt und abflacht, in der Mittellinie aber sich stärker erhebt, so dass im Querdurchschnitt sich ein dachförmiger Kontour zeigt (Fig. 17), wird die untere Rumpfhälfte noch viel mehr abgeplattet, bis die Bauchwand endlich unter dem dachförmigen Obertheil einen nur schwach konvexen Boden bildet. Zugleich ist die Schuppenbildung bis zur Einfaltung der Epidermis an den Seiten und am Hinterrande der Schuppenfelder vorgeschritten.

Die Chorda ist nunmehr von den Seiten her stark zusammengezogen, so dass nicht mehr ihr Querdurchmesser, sondern ihr Höhendurchmesser überwiegt. Ihr Gallertkörper ist schon ziemlich zersetzt. Die verlängerten, muldenförmigen Wirbelkörper zeigen kaum noch Spuren der ventralen Ausladung, da ihre Enden und die Intervertebralringe stärker vorgewulstet sind (Fig. 13). Hand in Hand mit der Verlängerung der Wirbel sind auch die Bögen breiter geworden, ohne jedoch einander näher gerückt zu sein (Fig. 12). Die quere Verbindung der Spinalhöcker ist so verdickt, dass die Rinne zwischen ihnen ausgeglichen ist; das geschlossene Wirbeldach stellt daher eine breite, ebene Platte dar, deren scharfe, horizontal etwas ausgezogene Ränder von den ursprünglichen Spinalhöckern herstammen. Sie kann füglich als knorpelige Spinalplatte bezeichnet werden (Fig. 17, 18).

An diesen Föten sind die intervertebral hinabsteigenden Bogenbasen noch nachweisbar (Fig. 18); später verwischen sich ihre Grenzen. Die Andeutung der Rippengelenke und die Grenzen zwischen den Bögen und den Wirbelkörpern bleiben jedoch bestehen. — Nachdem die Intercostalmuskeln sich bis auf einzelne Muskelfasern zwischen den zusammengerückten Nervenästen zurückgebildet haben, sind die Rückenmuskeln vollständig isolirt und die einzigen Reste der dorsalen Stammmuskeln.

Der Schwund des subcutanen Bindegewebes ist noch weiter fortgeschritten; es ist aber wahrscheinlich nicht einfach unterdrückt, sondern in die vordringende Cutis aufgenommen, ihr angepasst worden. Dafür spricht der Umstand, dass die nunmehr deutlich verfilzte Cutis zwischen den Rippen bis an die Nerven und Muskeln reicht, aber nicht in Folge einer tieferen Einsenkung der ganzen Haut, sondern durch eine entsprechende intercostale Verdickung der Cutis, die nur auf Kosten des unterliegenden Gewebes erfolgen kann (Fig. 11, 15).

Diese Einscheidung der Rippen durch die Cutis nimmt gegen den Randwulst des häutigen Rückenschildes zu und führt dort zur vollständigen Umwachsung der Rippenenden durch die Cutis (Fig. 14). Dorsalwärts hindern aber die Rückenmuskeln und die Spinalganglien eine Einsenkung der Cutis zwischen die Rippenhälse, so dass sie schon über die oberen Enden der Rippenkörper flach hinzieht (Fig. 16). Da das subcutane Gewebe jetzt auch am Rücken in der angegebenen Weise verschwunden, d. h. in die Unterhaut einbezogen ist, so berührt die letztere das Periost der Wirbelbögen und die vertebro-costale Verbindungshaut (Fig. 17). — Eine aktive Wucherung der Unterhaut nach außen findet überall dort statt, wo sich die Faltenränder und Kiele der Schuppen bilden.

In den mittleren und oberen Abschnitten der Rippen hat die Rinde des Knorpels sich in eine dünne Knochenhülse zu verwandeln begonnen; das angrenzende Periost ist aufgelockert und nach dem theilweisen Schwund der Fasern in einen von unregelmäßigen Zellen durchsetzten Spaltraum verwandelt, der aber nach außen durch eine feste Faserschicht deutlich abgegrenzt wird. Diese Grenzschicht verläuft im größten mittleren Abschnitt der Rippen nicht genau koncentrisch zur Knorpeloberfläche, sondern buchtet sich an der vorderen und hinteren Seite jeder Rippe zu einer stumpfen Kante aus (Fig. 15, 16). Der Querdurchschnitt des ganzen Periostes erscheint daher citronenförmig. Die an jene Kanten sich anschließende tiefste Cutisschicht hat offenbar RATHKE zur Annahme einer besonderen, alle Rippen verbindenden und ihre Verknöcherung leitenden Fascie veranlasst; wie die Folge lehrt, hat aber jene Schicht mit der Rippenverknöcherung gar nichts zu thun.

Chelone imbricata.

Fötus von 2,3—3,2 cm Länge.

Diese Föten bezeichnen die letzten Stadien des Eilebens. Neben dem ansehnlichen Wachsthum aller Theile fällt äußerlich die Verhornung der Oberhaut und innen die Verknöcherung des Skeletts besonders in die Augen. Die Verhornung geht so vor sich, dass die äußerste Schicht der verdickten Oberhaut sich in kleinen runden Höckern erhebt, in die kegelförmige Spitzen der mittleren Schicht hineinragen (Fig. 26, 27). Diese aus ganz abgeplatteten, geschichtet liegenden Zellen bestehende Mittelschicht verhornt allein, die Außenschicht bleibt weich, färbbar und löst sich leicht ab. Die Grundschicht ist gegen die Hornschicht ebenfalls ausgezackt, nach innen aber ganz glatt, ohne Spur von Papillen.

Die Schuppenbildung schreitet so weit fort, dass die freien Schuppenränder über ihre Umgebung weit vorragen und die Kiele sich sehr hoch erheben (Fig. 22). Von einer Knochenbildung unmittelbar unter den Schuppen ist keine Spur vorhanden, auch nicht unter den marginalen Schuppen, während die Nackenplatte und die Stücke des Plastron in der tieferen Schicht der Cutis schon früher aufgetreten waren (siehe unten).

Die Intercostalmuskeln und das subcutane Bindegewebe sind bei diesen älteren Föten, theilweise aber auch schon früher (Fig. 15,

16) vollständig verschwunden. Die Intercostalnerven liegen zwischen Cutis und Bauchfell eingeklemmt. — Die Chorda enthält schon in den jüngeren Exemplaren dieser Periode einen peripherischen Belag von knorpelähnlichen Zellen (Chordaknorpel) in den vertebralen Abschnitten; es ist dort ferner eine dünne Knochenhülse um die Chorda und eine ebensolche Knochenschicht an der Außenfläche des Knorpels im Entstehen begriffen. In den älteren Föten (3,2 cm Länge, Fig. 22, 24) dringt der Chordaknorpel schon in den Gallertkörper vor und es beginnt die Einschmelzung des perichordalen Knorpels zu unregelmäßigen Markräumen: die periostale Knochenlamelle überzieht ununterbrochen einerseits die Bögen, andererseits die vertebralen Wirbelkörperabschnitte und läuft nur an den gegenseitigen Grenzen dieser Theile und der Rippen, sowie an den Intervertebralringen mit scharfen Rändern frei aus. Auch dringt die Verknöcherung von dieser Lamelle aus in das umgebende Periost vor, aber nur an den Wirbelbögen. An der Innenseite der letzteren wachsen kurze Knochenleisten schräg von der Grundlamelle aus und stets paarweise einander entgegen, so dass sie zuerst Ausbuchtungen der Knochenoberfläche und dann geschlossene Binnenräume der Knochensubstanz bilden (Fig. 22). Die Oberseite der Spinalplatte und die Außenseiten der Wirbelkörper bleiben größtentheils glatt; nur an den Seitenkanten, wo jene Flächen zusammenstoßen, entstehen kurze dachförmige Knochenvorsprünge, die schräg nach außen und unten in die vertebro-costale Verbindungshaut vorwachsen und die dorsalen Kanten der Rückenmuskeln überragen (*sf*). Am vorderen und hinteren Rande der Spinalplatten und Bögen ist aber die Leistenbildung an der knöchernen Grundlamelle bereits weit vorgeschritten; die Leisten ziehen eine Strecke weit in das Zwischenbogenband hinein und stellen dort durch mannigfache Verlöthungen eine zarte schwammige Knochenmasse her, die den ganzen Wirbelbogen nach vorn und hinten verbreitert, während die knorpeligen Querfortsätze sich mehr und mehr zurückbilden (Fig. 23, 24).

Diese Knochenbildung vollzieht sich auch an den Rändern der Oberseite der Spinalplatten durchaus subcutan in dem ursprünglichen Periost, das sich vorher genau so, wie ich es von den Rippen der viel jüngeren Föten beschrieb, aufgelockert hatte und von der dichten, verfilzten Cutis scharf gesondert bleibt. Am vollkommensten wird jedoch die rein periostale Verknöcherung an den Rippen unserer älteren Föten ersichtlich; und da sie dort am oberen Ende beginnt und nach unten fortschreitet, so lassen sich ihre verschiedenen Entwicklungsstufen auch schon an einer einzigen Rippe verfolgen.

An den jüngeren Föten von 1,6 cm Länge hatten sich bereits an jeder Rippe zwei stumpfe seitliche Kanten ihres Periosts auszubilden angefangen (Fig. 15). Am oberen Ende des Rippenkörpers verschieben sich diese Kanten gegen die Oberseite der Rippe, um am Rippenhals ganz aufzuhören (Fig. 16); in einigem Abstande über dem freien unteren Rippenende hören sie ganz auf. Darauf wachsen sie nun in der angegebenen Abstufung von oben nach unten immer mehr aus, so dass der Querdurchschnitt des Periosts in den breiteren Abschnitten von der Citronenform zur Spindelform übergeht (Fig. 25 bis 29). Innerhalb des ganz scharf gezeichneten Kontours liegen zunächst feine Längsfasern, die sich namentlich in den Kanten anhäufen und im Querdurchschnitt wie eine Punktmasse erscheinen; nach innen folgt dann der Spaltraum, in dem sich nur spärliche Fasern, aber zahlreiche Osteoblasten befinden. Nur in den breitesten Abschnitten dieses Periosts sieht man zarte Fasern den Spaltraum von der Außenschicht zur Mitte hin in welligem Verlauf durchsetzen. In jene seitlichen Buchten des Rippenperiosts entsendet die perichondrale Knochenhülse zuerst zwei mehr oder weniger horizontale dünne Knochenleisten, die eben so wie das Periost selbst an den distalen Rippenabschnitten schmal beginnen und sich proximalwärts verbreitern. Sie füllen jedoch den weiten Periostraum keineswegs aus, sondern bleiben in gehörigem Abstand von seiner Außengrenze. In der Folge erfahren sie unregelmäßige Krümmungen und treiben kurze Zweigleisten hervor; allmählich gesellen sich zu den zwei ersten Hauptleisten andere darüber und darunter, worauf die verschiedenen Lamellen sich in derselben Weise wie an den Wirbeln zu verbinden anfangen. Gegen das proximale Ende des Rippenkörpers treten auch an der Ober-(Außen-)seite schräge, horizontal verbundene Leisten hinzu, die aber an den Rückenmuskeln zunächst mit einem freien Rand aufhören (Fig. 22 *rp'*).

Die Verknöcherung der Rippen erfolgt also nicht nur von der ersten perichondralen Knochenhülse aus, sondern auch ausschließlich innerhalb eines deutlich abgegrenzten und nur ungewöhnlich erweiterten Periosts. Es sind daher alle bisherigen entwicklungsgeschichtlichen Angaben über eine außerhalb des Periosts stattfindende Knochenbildung der Rippen entsprechend zu berichtigen. Die irrigen Annahmen RATHKE's und HAYCRAFT's wurden schon erwähnt; ihnen schließt sich als eine neue Variante die Behauptung Hoffmann's an, dass der Knochen der Spinal- und Rippenplatten außerhalb des Periosts rein cutan entstände. Wie Hoffmann zu dieser eben so bestimmten wie völlig unzutreffenden Ansicht gelangte, ist aus seinen Abbildungen nicht zu ersehen, die eben nur die schematisirten Durchschnitte der Skeletttheile, aber nichts von den umgebenden Geweben zeigen.

Die Cutis der ältesten Föten (3,2 cm Länge) ist, wo nicht die Erhebungen der Schuppenbildung in Frage kommen, sowohl über den Wirbelbögen wie über den Rippen absolut dünner geworden (Fig. 22*c*). Da diese Abnahme weiterhin andauert, so ist schon in dieser Periode eine theilweise Rückbildung der Cutis nicht zu verkennen.

Chelone imbricata juv.

(4,5 cm.)

Diese letzte von mir untersuchte Entwicklungsstufe betrifft junge Thiere, die nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei noch einige Tage gelebt hatten. Die Wirbel sind im Ganzen nicht höher, aber der Wirbelkanal weiter geworden, indem die Mitte des Wirbelkörpers rund um die Chorda unter vollständiger Einschmelzung des Knorpels dünner geworden ist (Fig. 30). Die Chorda ist von dem sogenannten Chordaknorpel ganz durchsetzt, um schließlich in die Verknöcherung mit einbezogen zu werden. Bemerkenswerth ist die schon von Hoffmann beschriebene Bildung des intervertebralen Chordaabschnittes, der aus einem mittleren Fadenstück zwischen einer vorderen und einer hinteren spindelförmigen Erweiterung besteht. Anscheinend kommt dies bei anderen Schildkröten nicht vor; dagegen habe ich dieselbe Form der intervertebralen Chorda bei Sphenodon punctatum angetroffen (15). Der Intervertebralknorpel ist übrigens sehr breit geworden, und so versteht sich, dass noch am Carapax von 20 cm Länge die Wirbelkörper nicht synostotisch zusammenstoßen, sondern durch eine Knorpelmasse getrennt sind. Eine solche befindet sich auch zwischen Rippen und Wirbeln.

Die Verknöcherung der Wirbelbögen hat weitere Fortschritte gemacht; die knöchernen Seitenränder der Spinalplatten sind allerdings wenig gewachsen (Fig. 30*sf*), ihre vorderen Ränder kommen aber ihren Gegenstücken schon sehr nahe, so dass man deutlich erkennt, wie der vollkommene Abschluss des Wirbelkanals bis auf die Durchtrittsstellen der Nerven lediglich durch Bindegewebsknochen (Zwischenbogenband) hergestellt wird, ohne dass die auf einander folgenden ursprünglichen Wirbelbögen — die ersten Brustwirbel ausgenommen — einander nahe kommen (Fig. 31). Es erinnert dies durchaus an den Wirbelbau einiger Knochenfische (14).

Die Knochenbildung der Rippen ist so weit gefördert, dass der Knorpel oben und seitlich von porösem Knochen umgeben und im mittleren Drittel seiner Länge vollständig in eine Markmasse eingeschmolzen ist (Fig. 30, 32). Die ganze Knochentafel hat den bekannten spindelförmigen Durchschnitt und einen scharfen vorderen und hinteren Rand. Gegen das proximale Ende des Rippenkörpers erhebt sich die spongiöse Masse mit ihren Rändern bis auf die Oberseite des Rippenknorpels, der im übrigen Umfang nur von der perichondralen Knochenhülse bedeckt ist. Diese Hülse geht allein auf den Rippenhals über; die bezeichnete oberflächliche Knochentafel trennt sich aber von ihm und wächst in die vertebro-costale Verbindungshaut hinein, dem spinalen Knochenrande entgegen (Fig. 30, 33 *rp'*). — Damit sind alle wesentlichen Theile des vertebralen Skelettsystems des Carapax angelegt, und es bedarf nur ihres weiteren Auswachsens, um den definitiven Zustand herzustellen.

Die Rückbildung der Cutis hat ebenfalls in der schon geschilderten Weise zugenommen; an der Wurzel der Schuppen ist sie schon dem vollen Schwunde nahe (Fig. 30 *c*). Endlich zeigen die Rückenmuskeln in voller Deutlichkeit eine Umwandlung, die schon in den reifen Föten begonnen hatte. Mitten durch die Muskelmasse ziehen starke Bindegewebsstränge, in die unter spitzen Winkeln die anliegenden Muskelfasern übergehen, wie eine Federfahne in den Schaft. Diese neue Bildung ist nur so zu verstehen, dass die Muskelfasern theilweise in jene Bindegewebsstränge sich verwandeln. Dies wird dadurch vollends evident, dass an der Oberfläche der Muskelmassen ganze Muskelbündel in die Cutis übergehen und in ihr Gewebe verwandelt werden (Fig. 33 *im*), so wie sie vorher schon das lockere subcutane Bindegewebe in sich aufnahm.

Podocnemis sp. Fötus.
Clemmys caspica juv.
Emydura albertsii Fötus.

Die reifen Föten von Emydura waren nur in so fern interessant, als sie bereits die Eigenthümlichkeit des fertigen Carapax erkennen ließen, der in der Gattung Emydura überhaupt keine nach außen hervortretenden Spinalplatten enthält, indem die Rippenplatten sich über den Wirbeln direkt vereinigen. An den Föten war die Verknöcherung der Wirbelkörper schon im Gange, und die Rippenplatten überdeckten bereits die größere Hälfte der Rückenmuskeln, wogegen an den knorpeligen Spinalplatten nicht einmal die erste oberflächliche Knochenlamelle gebildet war. Es ist daher vorauszusehen, dass die Bildung der knöchernen Spinalplatten unter den darüber zusammenstoßenden Rippenplatten so gut wie ganz unterdrückt wird.

Im vollsten Gegensatze dazu zeigte sich die junge Clemmys; der Periostknochen ihrer Spinalplatten war so mächtig entwickelt, dass er mit drei Lagen von Markräumen sich über den Knorpel erhob und mit den entsprechenden Knochenplatten der angrenzenden Wirbel zusammenstieß (Fig. 34). Die Cutis war über diesen dicken Spinalplatten sehr merklich, aber kaum mehr als über den Rippen reducirt. Immerhin könnte man zweifeln, ob der dicke Spinalknochen rein periostal entstand, da das spinale Periost der Chelone auch nach dem Beginn der Verknöcherung nur sehr dünn ist (Fig. 30 *pr*). Daher ist es nicht unwichtig, an den jungen Föten von Podocnemis, deren fertiger Carapax sich durch seine Dicke auszeichnet, feststellen zu können, dass ihr gut gesondertes spinale Periost ebenfalls von einer außerordentlichen Stärke ist, noch bevor die Verknöcherung begonnen hat (Fig. 20). Zudem ist dieses Periost mit den Fasern der Rückenmuskeln verwebt, die zwischen den Spinalplatten bis zur Medianebene und gegenseitiger Berührung vorrücken. Es ist daraus zu entnehmen, dass besonders starke Spinalplatten auch eine entsprechend stärkere wohlgesonderte periostale Grundlage haben (vgl. Fig. 19 und 20), die durch Muskelfasern verstärkt und daher unter allen Umständen eine subcutane Schicht ist.

An der jungen Clemmys verdient noch hervorgehoben zu werden, dass die Schuppenbildung eben so angelegt wird wie bei Chelone; die breiten dorsalen Schuppen liegen aber ganz dicht über den Wurzeln der folgenden Schuppen, und ihre Seitenränder sind bereits mit der übrigen Haut verwachsen, so dass unter ihnen je ein spaltförmiger Taschenraum entsteht, der später ganz verwächst und schwindet, wodurch die Schuppen in Schilder verwandelt werden.

Die Verwandlung der Rückenmuskeln in Bindegewebe war bei denselben Clemmys sehr deutlich, aber nur auf deren mehr oder weniger abgesonderte obere Kanten beschränkt; dort sah man die Muskelfasern zum Theil nur noch in zerstreuten mageren Bündeln und die angrenzenden Knochenleisten in das Bindegewebe einwachsend, so dass die Überführung dieser Muskeln in Knochensubstanz kaum zweifelhaft erscheint[1].

Die Hautknochen.

In den untersuchten Chelone fanden sich auch schon die ersten Hautknochen, und zwar zuerst und sehr früh Stücke des Plastron und die Nackenplatte. Die letztere erstreckt sich in der tieferen Schicht der Cutis über die drei hinteren Halswirbel, steht aber von der Spinalplatte des zweiten Brustwirbels noch weit ab (Fig. 21). Bis zur Verbindung dieser beiden Stücke muss nicht nur die Nackenplatte weiter nach hinten auswachsen, sondern auch die unter ihr liegende Cutisschicht verschwinden. Dasselbe gilt natürlich auch für die Verbindung der Nackenplatte mit dem ersten Rippenpaar. Die Rand- und Pygalplatten erscheinen merklich später; ihre ersten Anlagen fand ich in den jungen Chelone, etwas stärker bei der jungen Clemmys. Sie waren von den Rippenenden noch ziemlich weit entfernt.

In diesem Hautskelett geht übrigens die Verknöcherung genau so vor sich wie im Periost: zuerst entsteht in der Cutis eine der Form des Knochens entsprechende Verdichtung, deren Centrum sich alsdann aufhellt und die ersten Knochenlamellen sich entwickeln lässt; an diese schließt sich in der beschriebenen Weise die übrige spongiöse Masse an.

Die Deutung des Carapax.

Der ganze Lokomotionsapparat des eigentlichen Rumpfes der Schildkröten wird größtentheils zurück- und umgebildet zur Herstellung eines bloßen Schutz- und Stützapparates. Die Rückbildung betrifft vor Allem die Intercostalmuskeln, die vollständig verschwinden, theilweise auch die Rückenmuskeln, dann die Gelenkfortsätze, die intervertebralen und die Rippengelenke. Mit der Rückbildung der Intervertebralgelenke hängt wohl auch die intervertebrale Lage der Wirbelbögen zusammen. Mit diesem Schwunde der Beweglichkeit ging Hand in Hand die weitere Verfestigung dès Stammes durch die Ausbildung des Carapax und des Plastron. Dies geschah 1) vermittels der periostalen Ausbreitungen der Rippen (Rippenplatten) und der zu diesem Zweck abgeplatteten oberen Wirbelbogenstücke (Spinalplatten), sowie der Bindegewebsverknöcherungen der intercruralen

---

[1] Stannius giebt an, dass er dasselbe gesehen habe (26, p. 111).

Bänder, 2) vermittels echter Hautknochen (Nackenplatte, Rand- und Schwanzplatten, Plastron).

Die Bedeutung der zuletzt genannten Stücke als Hautknochen ist nicht zu bezweifeln. Dagegen ist die alte Streitfrage, wie weit auch an der Herstellung der Rippen- und Spinalplatten Hautknochen betheiligt sind, noch keineswegs entschieden (vgl. die Übersicht der Litteratur bei Hoffmann). Bekanntlich brachte Carus die Lehre auf, dass in den ventralen und costalen Stücken des Carapax Hautknochen enthalten seien, und J. Müller und Peters schlossen sich ihm an. Dagegen trat Rathke in seiner Entwicklungsgeschichte der Schildkröten mit großer Bestimmtheit auf, ohne jedoch zu überzeugen; denn nach ihm bekannten sich Owen, Stannius, Gegenbaur (10), Hoffmann wieder zu der älteren Ansicht, die gegenwärtig auch bei den Paläontologen die herrschende ist (Zittel, Cope, Baur, Dollo u. A.). Nur Huxley theilte Rathke's, im Grunde auf Cuvier zurückgehende Ansicht, und neuerdings bezeichnet Gegenbaur die von ihm vertretene Einbeziehung von Hautknochen in die fraglichen Skelettheile nur noch als eine berechtigte Hypothese (11, p. 177).

Hypothetisch ist auch in der That jede der beiden entgegengesetzten Auffassungen über die Zusammensetzung des Carapax geblieben, da weder anatomisch noch entwicklungsgeschichtlich irgend welche überzeugende Thatsachen für die eine oder andere Ansicht vorgebracht waren. Nirgends ist an den Spinal- und Rippenplatten eine Trennung in das ursprüngliche Stammskelett und die angeblich hinzugekommenen Hautknochen beobachtet worden, nachdem Rathke die Hinfälligkeit der bezüglichen Angaben von Peters aufgedeckt und ein für alle Mal festgestellt hatte, dass jene Knochenplatten sich durchaus kontinuirlich mit dem Stammskelett entwickeln. Aber allerdings gelang es ihm nicht, einwandfrei zu beweisen, dass diese Kontinuität eine ursprüngliche ist, und die Knochenplatten folglich nur rein periostale Bildungen seien. Die von ihm beschriebene, alle Rippen mit einander vereinigende und auch über die Rückenmuskeln hinziehende Fascie, worin die von den Rippen ausgehenden Knochentafeln sich ausbreiten sollten, konnte doch nicht ohne Weiteres desshalb zum Periost gerechnet werden, weil sie mit einem solchen zusammenhing, und durfte vielmehr, da sie von der Cutis unmittelbar bedeckt sein sollte, ganz wohl als eine cutane Bildung angesehen werden, die sich frühzeitig mit dem Periost der Wirbel und Rippen verband und dadurch ihre eigene Hautknochenbildung mit der periostalen Verknöcherung jener Skelettheile von vorn herein in Kontinuität brachte. Noch nachtheiliger für seine eigene Ansicht war die Behauptung RATHKE's, dass das Periost der Rippen noch vor der Entstehung der sie bedeckenden spongiösen Knochenmasse sich auflöse, und die Cutis in deren offene Markräume hineinwachse. Denn in Folge dessen konnte HOFFMANN in RATHKE's Beschreibung geradezu Belege für seine entgegengesetzte Ansicht zu finden glauben, die er mit evidenten eigenen Beobachtungen zu stützen nicht im Stande war. Diese Ansicht, dass das Periost des Stammskelettes und die es bedeckende Cutis im Zusammenhange verknöchern, ging daher über den Werth einer Hypothese nicht hinaus.

Mit großer Bestimmtheit erklärte dagegen HAYCRAFT, auf Grund von Untersuchungen verschiedener Entwicklungsstufen, dass nicht einmal das von HOFFMANN zugestandene Periost des Stammskelettes der Schildkröten existire, und vielmehr ein und dasselbe ungesonderte Bindegewebe den ganzen Zwischenraum zwischen der Epidermis und dem knorpeligen Skelett ausfülle. Allerdings zog HAYCRAFT aus diesen seinen Beobachtungen keine weiteren Schlussfolgerungen; ihre Richtigkeit vorausgesetzt, würde sich aber daraus mit Nothwendigkeit ergeben, dass die knöchernen Rippen- und Spinalplatten in derselben subepidermalen Gewebsschicht wie die unzweifelhaften Hautknochen, d. h. ebenfalls in der Cutis entständen. Nun wird aber kaum Jemand behaupten wollen, dass HAYCRAFT's von mir schon charakterisirte Abbildungen (s. o. p. 409) irgendwie im Stande wären, seine Versicherung von dem vollständigen Mangel des Periosts zu begründen und glaubhaft zu machen, geschweige denn unsere ganze Streitfrage zu erledigen. Als wirklich feststehend konnte also bisher nur gelten, dass die Rippen- und Spinalplatten nicht getrennt von den knorpeligen Rippen und Wirbeln, sondern von ihnen aus sich entwickelten (RATHKE), was aber, wie wir sahen, für die ursprüngliche Zusammengehörigkeit dieser Theile noch nicht entscheidend war.

Die von mir mitgetheilten Beobachtungen geben nun eine ganz unzweideutige Auskunft über die fraglichen Beziehungen. Danach besteht die Leibeswand der jüngeren Föten von Chelone aus folgenden Schichten: 1) der Epidermis, 2) der Cutis, 3) dem subcutanen Bindegewebe, 4) einer darin eingebetteten, wenig differenzirten aber deutlich gesonderten Gewebsschicht, wahrscheinlich der rudimentären Anlage eines M. obliquus externus, 5) den Intercostal- und Rückenmuskeln, 6) den knorpeligen Rippen mit ihrem deutlich abgegrenzten Perichondrium bez. Periost. Die Schichten 3—5 schwinden theils durch Atrophie, theils durch Umwandlung in cutanes Gewebe; es bleiben nur Reste der Rückenmuskeln, so weit sie nicht für die angrenzende Knochenbildung verwendet werden, und die sie überlagernde Schicht 4 zurück. Auch die Cutis beginnt nach der Anlage der Schuppen zu schwinden. Die Rippenplatten entstehen ausschließlich im Inneren des Periosts, so dass sie seine Grenzschicht zunächst gar nicht berühren; eine Berührung der Cutis und der schon gebildeten Platte tritt erst sekundär ein, nachdem die erstere bereits zu schwinden angefangen hat. Eben so sicher subcutan wächst die Fortsetzung der Rippenplatte gegen die Spinalplatte in der rudimentären Muskelschicht 4. Die ganze knöcherne Rippenplatte ist also thatsächlich nichts weiter als ein stark verdickter Periostknochen der knorpeligen Rippe, nebst einer Fortsetzung in einer rückgebildeten Muskelschicht. Nichts berechtigt zu der Annahme, dass bei anderen Schildkröten die Sache anders liegen könnte, da selbst junge Dermochelys dieselbe Form von Rippen zeigen (Textfig. 1), obgleich sie darüber noch ein vollkommenes Hautskelett entwickeln.

Wesentlich eben so wie die Rippenplatten verhalten sich die Spinalplatten von Chelone und Podocnemis. Ihr Außenknochen entsteht ebenfalls in einem mehr oder weniger verdickten Periost, und wächst von diesem aus eben so deutlich subcutan in die Zwischenbogenbänder und in die Schicht 4 gegen die Rippenplatten aus, und zwar zu der Zeit, wenn die Cutis sich zurückzubilden anfängt. Diese Spinalplatten sind also gleichfalls subcutane, theils periostale, theils ligamentöse Verknöcherungen, wie sie an denselben Stellen auch bei Fischen und Amphibien vorkommen (13—15), während die unzweifelhaften Hautknochen (Nacken-, Rand-, Pygalplatten, Plastron) ganz sicher in der ursprünglichen Cutis entstehen.

Nach den entwicklungsgeschichtlichen Befunden steht es also fest, dass die Wirbel und Rippen der Chelone und wohl aller Schildkröten keine Spur von Hautknochen enthalten.

Nun hat aber GEGENBAUR die alte Hypothese von der Verschmelzung cutaner und innerer Skeletttheile im Carapax der Schildkröten neuerdings (11) in einer Art und Weise erläutert, die von meinen entwicklungsgeschichtlichen Ergebnissen ganz unabhängig bleibt. Er geht von den Dermocheliden oder Atheca aus, die noch keinen Carapax, aber über dem Stammskelett ein von ihm vollständig getrenntes mosaikartiges Hautskelett besitzen, das bei der recenten

Dermochelys coriacea jedoch offenbar in Rückbildung begriffen sei, da es erst sehr spät, nach dem Eileben entsteht. Bei dem einstigen Übergange solcher atheken Formen in die mit einem Carapax versehenen Schildkröten (Thecophora) könne sich nun der völlige Schwund jenes Hautskeletts so vollzogen haben, dass die dazu nicht mehr benöthigten Osteoblasten bei dem Aufbau des außerordentlich verstärkten inneren Skeletts verwendet wurden; oder er erfolgte dadurch, dass die Hautknochen der Dermocheliden direkt mit dem Stammskelett verschmolzen und in dasselbe »aufgingen« (11, p. 175 bis 177). Da Gegenbaur nicht angiebt, ob nach seiner Ansicht auch im ersten Fall eine Einbeziehung des verschwundenen Hautskeletts in das innere Skelett vorliegen würde, so soll hier nur die andere Möglichkeit erwogen werden, wonach eine solche Verbindung beider Skelettapparate unmittelbar durch Verschmelzung erfolgte.

Zu Gunsten dieser Auffassung erwähnt Gegenbaur zwei Thatsachen. In der Hautknochenmosaik des fossilen Dermocheliden Psephoderma treten drei longitudinale Hauptreihen deutlich hervor; es wäre möglich, dass darin der Anfang zur Verschmelzung der kleinen Plättchen in drei Reihen von größeren Platten vorliege, die alsdann mit den vertebralen Spinalplatten und den Rippen verschmelzen. Aber abgesehen davon, dass Dermochelys fünf dorsale Hauptreihen in ihrem Hauptpanzer besitzt (Fig. 35), die Dreizahl von Psephoderma also keine grundsätzliche Bedeutung haben kann, halte ich die daraus gezogene Folgerung für viel zu weitgehend, um so mehr als die zweite von Gegenbaur citirte Thatsache einer unmittelbaren Verschmelzung der kleinen Plättchen mit den Rippen viel bestimmter das Wort redet. Angeblich sollen nämlich nach einer Beobachtung Baur's bei der fossilen Form Eretmochelis die Rippenplatten in kleine Stücke zerfallen sein, die ganz wohl die mit den Rippen verschmolzenen Hautpanzerstücke der Dermocheliden bedeuten könnten. Diese Thatsache wäre allerdings von nicht geringem Gewicht, wenn sie sich als stichhaltig erwiese. »Eretmochelys« ist aber nicht der Name einer alten »fossilen« Form, sondern ein Synonym für die von mir untersuchte Chelone imbricata, und Baur's Befund betrifft daher, auch nach seiner eigenen Angabe (1, 2), nur eine gelegentliche Abnormität an dieser recenten Schildkröte, aus der man um so weniger stammesgeschichtliche Schlüsse ziehen kann, als sie sich aus dem von mir beschriebenen diskontinuirlichen Wachsthum des Periostknochens an seiner Oberfläche sehr einfach erklärt.

Die angeführten Belege für eine Verschmelzung des ursprünglichen Hautpanzers mit dem Stammskelett sind also hinfällig. Damit wäre jedoch der ganzen Hypothese noch nicht das Urtheil gesprochen, so lange sie sonst durchführbar, d. h. mit den nicht zu bestreitenden vorliegenden Thatsachen irgendwie vereinbart erscheint. Zu ihrer Begründung musste also eine einwandfreie Vorstellung gefunden werden, wie denn der angenommene Verschmelzungsprocess in den gegenwärtigen Entwicklungsverlauf des Carapax überging, in dem eine Verbindung heterogener Theile in keiner Weise mehr nachweisbar ist. Gegenbaur glaubt dies so erklären zu können (a. a. O.), dass der ursprüngliche Vorgang der hypothetischen Verschmelzung jetzt so abgekürzt sei, dass die Hautknochen gar nicht mehr cutan entstehen, sondern von Anfang an als Ossifikationen des inneren Skelets auftreten. Desshalb spricht er es an einer späteren Stelle (11, p. 285) geradezu aus, dass die Rippen der Schildkröten »in Costalplatten des Dermalskeletts ausgebreitet« sind.

Diese Erklärung birgt jedoch eine grundsätzliche und gar nicht zu beseitigende Schwierigkeit. Man kann ohne Weiteres zugeben, dass manche ursprünglich getrennte Körpertheile sich endlich so innig mit einander vereinigen können, dass auch ihr individueller Ursprung als ein einheitlicher erscheint. Dies ist aber doch nur unter gewissen Bedingungen denkbar, die für die uns hier beschäftigenden Bindegewebsknochen der Cutis und des Periosts am Stammskelett nicht zutreffen. Diese sind überhaupt keine nach Form und Bedeutung selbständigen Theile, sondern genau genommen, bloß eine besondere Art von allgemeinem Gewebe, das an sich überall dasselbe bleibt und nur von der Grundlage, in der es entsteht, die Form- und Lagebeziehungen entlehnt, die ihm eine besondere Bedeutung verleihen. Ein Hautknochen behält daher diese seine Bedeutung und seine Identität nur so lange als er in der Cutis entsteht; ohne diese Voraussetzung existirt er überhaupt nicht, so wenig wie ein Periostknochen ohne den genetischen Zusammenhang mit seinem Skelettheil. Folglich kann auch von der Verwandlung eines Hautknochens in die Periostverknöcherung eines subcutanen Skeletttheils nicht die Rede sein. Allerdings kann man sich vorstellen, dass ein Hautknochen und ein Periostknochen, die in unmittelbarer Berührung entstehen, von Anfang an kontinuirlich verbunden erscheinen, aber stets nur unter der Voraussetzung, dass jeder von ihnen in seiner eigenen Grundlage entsteht, so wie etwa Hoffmann sich die Entwicklung der Rippenplatten dachte. Lässt sich aber an einem angeblichen derartigen Verschmelzungsprodukt, wie an den fraglichen Rippen-

und Spinalplatten, kein Theil mehr unmittelbar auf einen cutanen Ursprung zurückführen, so ist der über den Periostknochen einst vorhanden gewesene Hautknochen schlechtweg verloren gegangen. Tritt nun während des Schwundes des Hautknochens eine Vergrößerung des benachbarten Periostknochens ein, so könnte allenfalls von einer Korrelation beider Processe gesprochen werden, nicht aber von der Einbeziehung eines Knochens in den anderen. Wenn GEGENBAUR in seiner Bemerkung über die Osteoblasten (s. o. p. 423) bloß eine solche Korrelation im Auge hatte, so wäre nichts dagegen einzuwenden; die von ihm daneben vertheidigte Verschmelzungstheorie kann ich aber, nachdem die Abwesenheit von cutanen Knochenbildungen an den Rippen- und Spinalplatten der Schildkröten erwiesen ist, nicht anerkennen[1].

Damit kann aber in der Diskussion über den Carapax der Schildkröten nicht das letzte Wort gesprochen sein. Die besprochene Verschmelzungstheorie würde sich heute nicht einer so allgemeinen Anerkennung erfreuen, wenn sie nicht für eine eben so nothwendige wie natürliche Nothwendigkeit gehalten würde. Geht man davon aus, dass die Vorfahren der mit einem Carapax versehenen Schildkröten oder der Thecophora einen Hautpanzer besaßen, wie ihn die Dermocheliden oder Atheca noch besitzen, dass ferner nach Analogie der letzteren unter jenem Hautpanzer der Urschildkröten ein Carapax noch nicht vorhanden war, aber sich herausbildete, während der selbständige Hautpanzer schwand, und dass endlich Hautpanzer und Carapax in dem Gefüge und der Anordnung gekielter Knochenplatten eine unverkennbare Ähnlichkeit aufweisen, so erscheint es als eine unvermeidliche Konsequenz, alle diese vergleichend-anatomischen und paläontologischen Thatsachen in einer positiven Vorstellung von der genealogischen Entwicklung des Carapax zusammenzufassen. Böte sich dafür keine andere Möglichkeit, als die Annahme der Verschmelzung beider Skelettapparate, so würden die widersprechenden entwicklungsgeschichtlichen Befunde und sonstigen Erwägungen vielleicht nur ein non liquet in der ganzen Frage begründen. Nun lässt sich aber der Nachweis führen, dass ein solcher Widerspruch gar nicht besteht, und dass die vergleichend-anatomische Untersuchung genau zu demselben Ergebnis führt wie die entwicklungsgeschichtliche, nämlich dass der fragliche Hautpanzer schwand, ohne mit dem Stammskelett zu verschmelzen.

---

[1] Nur ganz beiläufig sei hier die wunderliche Annahme BAUR's erwähnt, dass die aus der Cutis stammenden Rippen- und Spinalplatten der Schildkröten sich gelegentlich wieder vom Stammskelett ablösten, um das Hautskelett der angeblich jüngeren Dermocheliden herzustellen (3).

Es kann unbedenklich angenommen werden, dass die Vorfahren der Thecophora einen vollständigen dorsalen Hautpanzer besaßen. Dafür sprechen seine nachweisbaren Reste in den Randplatten der Thecophora (s. u.), ferner das Vorhandensein eines solchen Hautpanzers bei den nahverwandten Atheca, endlich die allgemein anerkannte Zurückführung aller Reptilien auf die mit Hautknochen versehenen Stegocephalen[1]. Aus der vergleichenden Anatomie der Atheca lässt sich nun mit großer Wahrscheinlichkeit erschließen, dass und wie die Thecophoren-Ahnen ihren Hautpanzer einbüßten.

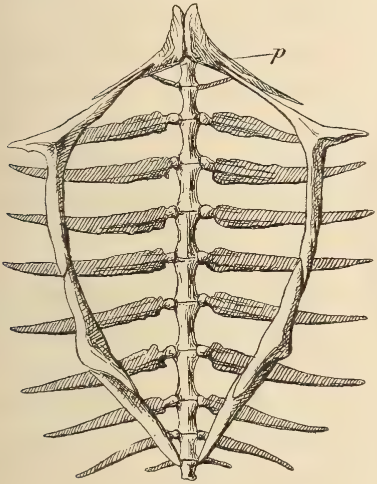
Da das Stammskelett der fossilen Protostega, Protosphargis und Psephophorus mit demjenigen der recenten Dermochelys coriacea übereinstimmt, so darf dasselbe auch für Psephoderma, von dem es noch nicht bekannt ist, d. h. für alle bekannten Atheca angenommen werden. Dieses Stammskelett gleicht nun in allen hier in Frage kommenden Stücken vollkommen demjenigen der jungen Chelonen, das doch alle Elemente des späteren Mittelstückes des Carapax schon enthält (vgl. Textfigg. 1, 2 und die Abbildungen von Rathke Taf. IV, Figg. 1, 3, Hoffmann Fig. 77, Gegenbaur Fig. 164). Die breiten Rippenplatten mit den Ansätzen zur Fortsetzung gegen die Spinalplatten, diese letzteren selbst und die Verbindungen der Wirbelbögen durch Knochengewölbe ohne Gelenke — dies Alles kommt auch den Atheca zu (vgl. 12), so dass ihr Stammskelett nur graduell von einem vollkommenen Carapax verschieden ist, nicht anders als wie sich die Stammskelette junger und alter Thecophora unterscheiden.

Der dorsale Hautpanzer der Atheca ist, wo er vorkommt, überall von wesentlich gleicher Zusammensetzung, ein Mosaikgefüge von kleinen Knochenscheiben, worin einige Längsreihen von gekielten größeren Platten enthalten sind (Zittel, Seeley, Dollo, Gervais). An dem Panzer von Psephoderma sind die mit dem übrigen Panzer noch fest verzahnten randständigen Scheiben in einer fortlaufenden Kante nach unten umgebogen (27)[2]. Psephophorus ist wiederum durch einen sehr starken Panzer ausgezeichnet, während er bei Dermochelys außerordentlich dünn, also wohl schon in Rückbildung begriffen ist; der Seitenrand dieses Panzers ist ebenfalls umgebogen (vgl. Gervais Taf. IX, Fig. 31). Nur bei Protostega und Protosphargis hat sich keine Spur des Rückenpanzers gefunden (Hay, Capellini), was aber nicht ohne Weiteres für die Folge eines zufälligen Defektes an den fossilen Stücken erklärt werden kann. Diese beiden Formen zeichnen sich noch durch andere Eigenthümlichkeiten vor den panzertragenden Atheca aus. Vor Allem besitzen sie die gleichen selbständigen Randplatten wie die Thecophora, längliche Knochenstücke, ähnlich wie bei Chelone (Textfigg. 2, 3), die bei Protostega sogar die Rippenenden in Gruben aufnehmen (Baur, 3). Die deutlichen Einkerbungen und Nähte an diesen Randplatten (Capellini) lassen schließen, dass sie durch Verschmelzung aus den umgebogenen wulstigen Randstücken des Panzers (s. o.) hervorgegangen sind; ihre geradlinigen dorsalen Kanten beweisen jedoch, dass sie sich aus dem mosaikartigen Gefüge des Panzers herausgelöst und von ihm vollständig gesondert hatten, so dass er bei diesen Formen jedenfalls nicht mehr in der früheren Integrität bestanden haben kann.

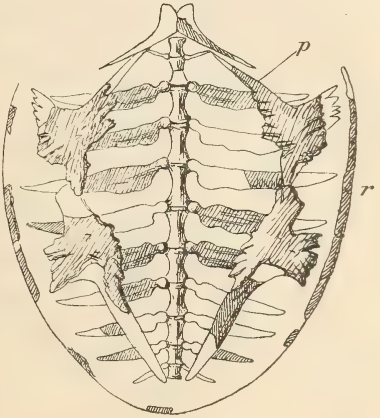
---

[1] Cope hat zum Überfluss in den fossilen Otocöliden sowohl nahe Beziehungen zu den Schildkröten, wie andererseits einen Hautpanzer gleich demjenigen gewisser Stegocephalen (Dissorhophus) gefunden (7).

[2] Ich halte dies für ein sicheres Zeichen, dass Psephoderma in der That eine Schildkröte ist, was in Unkenntnis des übrigen Skelettes bezweifelt worden ist.

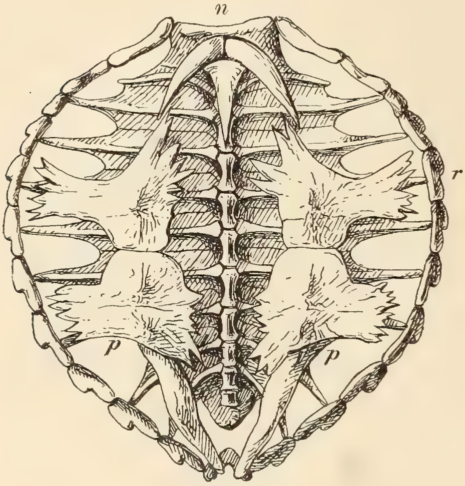


Textfig. 1.
Stammskelett und Plastron (*p*) von Dermochelys coriacea, nach Gervais.



Textfig. 2.
Stammskelett, Plastron (*p*) und Randplatten (*r*
von Protosphargis veronensis, nach Capellini.

Ferner ist das Plastron von Protostega und Protosphargis nicht aus spangenförmig dünnen Stücken zusammengesetzt wie bei der panzertragenden Dermochelys, sondern aus eben solchen langgezahnten Platten, wie sie bei Chelone vorkommen (Textfigg. 1—3). Endlich sind die Rippenplatten von Protosphargis und Protostega (Baur) breiter als die Rippen von Dermochelys und stehen dadurch der Carapaxbildung näher. Wenn wir aber auch von diesem letzteren nicht bedeutenden Unterschiede absehen, so gleichen doch Protostega und Protosphargis durch ihre selbständigen Randplatten und das aus Platten zusammengesetzte Plastron viel mehr den Thecophora als den anderen Atheca, so wie die unzweifelhafte Auflösung ihres Panzers genau in derselben Entwicklungsrichtung liegt. Unter diesen Umständen kann aber das vollständige Fehlen seiner centralen Theile, während die Randplatten sich erhalten haben, nicht mehr als ein zufälliges gelten. Ich halte vielmehr für gewiss, dass jene centralen Panzertheile bei Protostega und Protosphargis, die ohnehin eine Mittelstellung zwischen den anderen Atheca und den Thecophora einnehmen, wirklich zurückgebildet und, vielleicht mit Ausnahme geringer Reste, geschwunden waren.



Textfig. 3.
Carapax [Stammskelett, Nackenplatte (*n*), Randplatten (*r*) und Plastron (*p*)] von Chelone imbricata. Original.

So ergiebt sich eine natürliche genetische Eintheilung der bekannten Atheca in 1) solche, die noch einen vollkommenen dorsalen Hautpanzer besitzen, die Psephoridae (Psephoderma, Psephophorus, Dermochelys), und 2) die Protosphargidae, die jenen Panzer bis auf die Randplatten eingebüßt haben (Protostega, Protosphargis).

Die Schlussfolgerung aus diesen Vergleichen ist sehr einfach. Ging der Mitteltheil des Hautpanzers der Atheca verloren, bevor ihr Stammskelett, sowie es schon vorher gebildet war, sich merklich veränderte, und jedenfalls lange bevor es sich zu einem Carapax zusammenschloss, so fehlt nicht nur jede Nöthigung, sondern selbst die Möglichkeit, den Schwund des Panzers dadurch zu erklären, dass er mit dem darunter liegenden Stammskelett verschmolz und dadurch die Bildung des Carapax veranlasste. Die Verschmelzungstheorie hat also vom vergleichend anatomischen Standpunkt eben so wenig Berechtigung wie nach den entwicklungsgeschichtlichen Ergebnissen, und ist daher ganz aufzugeben. Der stammesgeschichtliche Verlauf der Carapaxbildung ging eben so vor sich wie ihre individuelle Entwicklung noch heute erfolgt: in beiden Fällen entsteht der Carapax wesentlich aus dem Stammskelett allein, zu dem sich erst sekundär die cutanen Randplatten gesellen.

Unter diesen Umständen kann natürlich die oben erwähnte unverkennbare Ähnlichkeit des Reliefs am Hautpanzer und am Carapax für die Verschmelzungstheorie nicht weiter in Betracht kommen. Freilich ist sie keine zufällige Erscheinung, sondern lässt sich auf eine gemeinsame Ursache der beiderlei Kielbildungen zurückführen; das hat aber mit der Identität der verschiedenen gekielten Knochen nichts zu thun. Immerhin ist die Untersuchung jener gemeinsamen Ursache, nämlich der Schuppenbildung, nicht ohne Bedeutung für die genealogischen Beziehungen der Atheca und Thecophora.

Die jungen Dermochelys sind am ganzen Körper mit Schuppen bedeckt, die am Rücken und Bauch am stärksten entwickelt sind. Am Rücken verlaufen zwischen den unregelmäßig an einander gefügten Schuppen von verschiedener Größe sieben einfache Längsreihen von gleich großen helleren Schuppen, eine in der Medianebene, zwei marginale und jederseits zwei zwischen der mittleren und der marginalen Reihe (Fig. 35). Diese Schuppen der »Hauptreihen« sind alle deutlich gekielt; häufig, namentlich an den Randschuppen, läuft der Kiel in ein rückwärts gerichtetes Ende aus, das die folgende Schuppe etwas dachziegelförmig überragt. Die übrigen Schuppen sind mehr schildartige Erhebungen der ganzen Haut, nicht selten jedoch mit einem nach hinten geneigten Dorn versehen, vielleicht einem Rudiment eines Kiels (Fig. 36). Überall lässt sich an der Epidermis eine Schleimschicht mit runden Zellen, eine Übergangsschicht mit platten Zellen und eine ziemlich mächtige, sehr locker geschichtete Hornschicht unterscheiden. Die Cutis ist, wenigstens am Bauch, einfach verfilzt.

An der heranwachsenden Dermochelys entstehen unter diesen Schuppen und in genauer Anpassung an sie die Hautknochen, die folglich dasselbe Gefüge mit den sieben Hauptreihen aufweisen, deren Knochenscheiben ebenfalls gekielt sind (Temminck u. Schlegel, 25). Während alsdann die Epidermisschuppen zurücktreten und nur in den Hauptreihen an den Kielen kenntlich bleiben, verbinden sich die Knochenscheiben zu den mosaikartigen Panzern mit den gekielten

Hauptreihen. Diese seine Bildung ist also lediglich aus einer Anpassung an die Epidermisschuppen hervorgegangen.

Die Schuppenbildung der übrigen Atheca wird nicht wesentlich anders gewesen sein. Sie schwand jedoch nicht gleichzeitig mit ihrem Panzer, sondern hat sich bei einigen Thecophora, nämlich gewissen Trionyciden, noch in kenntlichen Resten erhalten. Am auffälligsten finde ich sie an einem Trionyx cartilagineus juv. von 4,8 cm Schildlänge, wo die marginalen Schuppen, die mittlere Reihe und zahlreiche seitliche Reihen neben isolirten Schuppen zu unterscheiden sind; die letzteren laufen vielfach in ein nach hinten umgelegtes freies Ende aus (Fig. 37)[1]. Trionyx sinensis besitzt am Rücken nur einige unregelmäßige Wülste, im weichen Rand aber einzelne Schuppen, deren Durchschnitte den Kontour von Saurierschuppen und offenbar auch von den dachziegelförmigen Schuppen des Trionyx cartilagineus und der Dermochelys coriacea wiederholen (Fig. 38). — Trionyx spinifer trägt scheinbar nur einzelne zerstreute Dornen auf der Rückenhaut (Fig. 39); an mikroskopischen Durchschnitten zeigt es sich aber, dass manche dieser Dornen, die sich auf einer Cutispapille erheben und von einer stärkeren, festen Hornschicht überzogen sind, auf wohl abgegrenzten vorgewölbten Schuppen aufsitzen. Trägt eine solche Schuppe nur einen einzigen Dorn, so ist darin eine Wiederholung der von Dermochelys beschriebenen Dornschuppen nicht zu verkennen; größere Schuppen mit mehreren Dornen (Fig. 40) können nur aus einer Verschmelzung mehrerer einfachen Schuppen entstanden sein, sowie die Dornen auf ganz glatten Epidermisstellen offenbar als Reste von zurückgebildeten Schuppen anzusehen sind. Die Cutis der Trionyciden zeigt die von HOFFMANN beschriebene Schichtung[2].

Aus diesen Thatsachen lässt sich mit großer Sicherheit schließen, dass die Schuppenbildung der Atheca auf die Thecophora übergegangen ist. Bei den Crypto- und Pleurodira ist sie aber nicht wie bei den Trionyciden rudimentär geworden, sondern eigenthümlich metamorphosirt. Ihre großen Hornschuppen sind zweifellos durch Verschmelzung von reihenweise angeordneten kleineren Schuppen entstanden, da ein solcher Vorgang nicht nur bei Sauriern und Krokodilen, sondern auch bei Trionyciden (siehe oben) unmittelbar festgestellt werden kann. Diese Schuppenbildung beginnt sehr früh, noch vor dem Anfang der Verknöcherung des Carapax und führt Anfangs auch dort, wo später nur flache Schilder zu sehen sind (Clemmys), zur Herstellung von gekielten, sich dachziegelförmig deckenden Schuppen. Wo diese Form längere Zeit oder dauernd erhalten bleibt, da passt sich auch die Oberfläche des Carapax, nachdem er unter Rückbildung der Cutis bis an die Epidermis ausgewachsen ist, den Kielen und Schuppengrenzen an, ohne dass jedoch diese Erhebungen und Vertiefungen irgendwie mit den Grenzen der Spinal- und Rippenplatten übereinstimmen[1]. Kommen die Kiele der Hornschuppen nicht zu voller Entwicklung, so bleibt auch der Carapax glatt. Das Relief des letzteren beruht also unter allen Umständen auf einer Anpassung an die Epidermis. Die Ähnlichkeit zwischen den Kielreihen des Hautskeletts der Atheca und denen des Carapax vieler, namentlich junger Thecophora lässt sich also auf dieselbe veranlassende Ursache, nämlich die homologe Schuppenbildung der Epidermis zurückführen; desshalb bleibt sie aber eine von außen entlehnte, mit dem Ursprung der beiderlei Knochen nicht zusammenhängende Erscheinung. Wichtiger als dieses Ergebnis ist aber die aus unserem Vergleich folgende Übereinstimmung der Atheca und Thecophora auch in Bezug auf die Hautbildung.

---

[1] Diese Beschreibung ist nach einem Stück des Berliner zoologischen Museums gemacht worden, wovon mir Herr Dr. TORNIER in dankenswerther Weise eine Photographie besorgte. Auch die Fig. 35 (Dermochelys) hat denselben Ursprung.

[2] HOFFMANN, der die Rückenhaut einer nicht genannten Trionyx-Art untersuchte, weiß von unseren Schuppen nichts, beschreibt aber solide kegelförmige Erhebungen der Epidermis, die er für eine Art von Sinnesorganen hält (18, p. 44, Fig. 52). Ich kenne diese Bilder; es sind die seitlich angeschnittenen Dornen, die genau durch Spitze und Papille zu treffen wegen der festen Hornschicht in der That schwer gelingt. Andere Angaben über unsere Schuppen sind mir nicht bekannt.

Mit dem besprochenen Hautskelett, dem Panzer der Atheca und seinen Resten bei den Thecophora, den Randplatten, haben die übrigen Hautknochen, die allen Schildkröten gemeinsam sind, die Nackenplatte und das Plastron, nichts zu thun. Sie liegen bei der Atheca nicht nur unter dem Panzer, sondern entstehen auch so viel früher[2], dass an einen genetischen Zusammenhang beider Theile nicht gedacht werden kann. Es ist aber allerdings mehr als wahrscheinlich, dass Nackenplatte und Plastron ebenfalls aus Schuppenknochen hervorgingen; die Plastronstücke der jungen Dermochelys erinnern durchaus an die aus Schuppenknochen entstandenen »Bauchrippen« anderer Reptilien (vgl. RATHKE, GERVAIS). Wir haben also bei den Schildkröten ein doppeltes Hautskelett zu unterscheiden, gerade so wie am Schädel der Lacertiden über den cutanen Deckknochen noch die später hinzukommenden Schuppenknochen liegen. Merkwürdigerweise unterliegt bei den Schildkröten gerade das spätere, äußere Hautskelett einer umfassenden Rückbildung, während das Plastron sich ganz auffallend weiter entwickelt. Im vollständigen Carapax vereinigen sich aber Theile beider Hautskelette mit dem Stammskelett.

---

[1] Da die Randplatten von den ursprünglichen Schuppenknochen abstammen, so sollten sie eigentlich mit den Epidermisschuppen übereinstimmen; dass dies nicht geschieht, hängt wohl damit zusammen, dass die Randplatten bei den jüngeren Atheca bereits gebildet waren, bevor die großen Hornschuppen entstanden.

[2] Bei den jungen Dermochelys sind Nackenplatte und Plastron bereits vorhanden (RATHKE, GERVAIS), während der Hautpanzer erst viel später erscheint;

Straßburg i/E., im Mai 1899.

Litteratur-Übersicht.

1. BAUR, Osteologische Notizen über Reptilien. (Zool. Anz. 1886. p. 685.)
2. —— Dasselbe. (Zool. Anz. 1888. p. 423.)
3. —— Die systematische Stellung von Dermochelys. (Biol. Centralbl. Bd. IX. p. 184.)
4. BOULENGER, Catalogue of the Chelonians etc. in the British Museum. 1889.
5. CAPELLINI, Le piastre marginali della Protosphargis veronensis. (Rend. d. Sessioni d. R. Accad. d. Sc. Bologna. 1897—1898.)
6. C. G. CARUS, Von den Ur-Theilen des Knochen- und Schalengerüstes. 1828.
7. COPE, Second Contribution to the History of the Cotylosaura. (Proc. of Amer. Philos. Soc. Vol. XXXV. 1896.)
8. CUVIER, Recherches sur les ossements fossiles. Tome V. 1835—1837.
9. DOLLO, Sur les Cheloniens oligocènes et neogènes de la Belgique. (Bull. Mus. R. d'hist. nat. Belgique. 1888. Tome V.)
10. GEGENBAUR, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. 1870.
11. —— Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. I. 1898.
12. GERVAIS, Ostéologie du Sphargis Luth. (Nouv. Arch. Mus. d'hist. nat. Paris. Tome VIII. 1872.)
13. GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
14. —— Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 5. Die Teleostier. (Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVI.)
15. —— Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren. (Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.)

---

eben so werden bei den Thecophora jene ersteren Skeletttheile schon in den jungen Föten angelegt, die Reste des Hautpanzers, die Randplatten, erst nach dem Eileben.

16. Hay, On certain portions of the sceleton of Protostega gigas. (Field Columbian Museum. Zoolog. Ser. Vol. I. 1895.)
17. Haycraft, The development of the Carapace of the Chelonia. (Transact. R. Soc. Edinburgh. Vol. XXXVI. 1892.)
18. Hoffmann, Beiträge zur vergleichenden Anat. der Wirbelthiere. (Niederl. Archiv f. Zoologie. Bd. IV. 1879.)
19. Huxley, Handbuch der Anat. der Wirbelthiere. Übers. von Ratzel. 1873.
20. Joh. Müller, Jahresbericht in Müller's Arch. für Anatomie etc. 1835. p. 60.
21. Owen, On the development and homologies of the carapace and plastron of the Chelonian Reptiles. (Phil. Transact. London 1849.)
22. Peters, Über die Bildung des Schildkrötenskelettes. (Müller's Arch. für Anatomie etc. 1839.)
23. Rathke, Über die Entwicklung der Schildkröten. 1848.
24. Seeley, Note on the Psephophorus polygonus. (Quart. Journal of the Geol. Soc. London. Vol. XXXVI. 1880.)
25. v. Siebold, Fauna japonica. Reptilia von Temminck u. Schlegel. 1833.
26. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. 1854.
27. Zittel, Paläozoologie. III. Testudinata. 1887—1890.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

au, Austrittsstelle des Spinalnerven;
bm, Bauchmuskel;
c, Cutis;
ch, Chorda;
chs, Chordascheide = primärer Wirbelkörper;
ep, Epidermis, *ep'*, ihre Schleimschicht;
ex, M. obliquus externus = vertebrocostale Verbindungshaut;
gf, vorderer, *gf'*, hinterer Gelenkfortsatz;
h, Hornschicht der Epidermis;
ic, Zwischenbogenband;
im, Intercostalmuskel;
in, innerer, *in'*, äußerer Intercostalnerv;
iv, Intervertebralring;
mk, Markräume;
np, Nackenplatte;
pl, Plastron;
pr, Periost, *pr'*, Periostknochen;
pt, Peritoneum;
r, Rippe;
rm, Rückenmuskel;
rp, Rippenplatte, *rp'*, ihr medialer Fortsatz;
rw, Randwulst der häutigen Rückenschilder;
sc, subcutanes Bindegewebe;
sf, Seitenrand der knöchernen Spinalplatte;
sh, Hautschuppen;
sp, Spinalhöcker, *sp'*, knorpelige, *sp''*, knöcherne Spinalplatte;
wb, Wirbelbogen;
wk, Wirbelkörper.

Tafel XXVII.

Alle Figuren stammen von Chelone imbricata und sind in derselben Vergrößerung gezeichnet.

Figg. 1—8 Fötus von 1,0 cm Schildlänge.

Fig. 1. Querschnitt aus der Mitte des Rumpfes, längs des Verlaufes einer Rippe und durch das Vorderende des Wirbelkörpers.

Fig. 2. Eben so, aber genau intervertebral.

Fig. 3. Eben so, vertebral und längs des Verlaufes der Intercostalnerven. (In Fig. 1 und 3 sind wegen der etwas schrägen Richtung der Rippen und Nerven diese Theile aus den benachbarten Schnitten ergänzt.)

Fig. 4. Mediandurchschnitt durch die Wirbelkörper.

Fig. 5. Aus Sagittaldurchschnitten konstruirte linke Seitenansicht der mittleren Brustwirbel.

Figg. 6—8. Sagittaldurchschnitte durch die seitliche Rückenwand, am Rippenhals (Fig. 6), am oberen Ende des Rippenkörpers (Fig. 7), in seiner Mitte (Fig. 8).

Figg. 9—11. Fötus von 1,1 cm Schildlänge.

Fig. 9. Querdurchschnitt aus der Körpermitte und durch das Vorderende des Wirbels.

Fig. 10. Eben so, durch die Mitte des Wirbels.

Fig. 11. Sagittaldurchschnitt durch die seitliche Rückenwand.

Figg. 12—16. Fötus von 1,6 cm Schildlänge.

Fig. 12. Linke Seitenansicht der mittleren Brustwirbel, wie Fig. 5.

Fig. 13. Mediandurchschnitt durch die Wirbelkörper.

Figg. 14—16. Sagittaldurchschnitte durch die seitliche Rückenwand, am unteren Ende der Rippen (Fig. 14), in ihrer Mitte (Fig. 15), an ihrem oberen Ende (Fig. 16).

Figg. 17, 18. Fötus von 1,8 cm Schildlänge.

Fig. 17. Querdurchschnitt am Vorderende des Wirbels.

Fig. 18. Querdurchschnitt durch den Intervertebralring.

Tafel XXVIII.

Alle Figuren, ausgenommen Fig. 20, stammen von Chelone imbricata, in gleicher Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 19. Sagittaldurchschnitt durch die Spinalplatten eines Fötus von 1,6 cm Länge (vgl. Figg. 12—16).

Fig. 20. Dasselbe durch einen jungen Fötus von Podocnemis sp.

Fig. 21. Mediandurchschnitt durch die Spinalplatten der drei hinteren Halswirbel (*6*, *7*, *8*) und des ersten Brustwirbels (*1*) einer Chelone imbricata von 2,3 cm Länge.

Figg. 22—29. Fötus von 3,2 cm Länge.

Fig. 22. Querdurchschnitt durch das Vorderende eines mittleren Wirbels.

Fig. 23. Querdurchschnitt durch das Vorderende einer Spinalplatte.

Fig. 24. Querdurchschnitt durch die Mitte eines Wirbels.

Figg. 25—29. Querdurchschnitte durch eine Rippe am unteren Ende (Fig. 25), am Mittelstück (Fig. 26—28), am oberen Ende (Fig. 29).

Figg. 30—33. Junge Chelone imbricata von 4,5 cm Schildlänge.

Fig. 30. Querdurchschnitt durch das Vorderende eines Wirbels; die verhornte Epidermis ist fortgelassen.

Fig. 31. Mediandurchschnitt durch die Spinalplatten.

Fig. 32. Querdurchschnitt durch die Mitte einer Rippe, Fig. 33 durch ihr oberes Ende; die Epidermis ist fortgelassen.

Tafel XXIX.

Figg. 34, 36, 38—40 in gleicher Vergrößerung wie die vorigen Figuren.

Fig. 34. Querdurchschnitt durch einen mittleren Wirbel einer jungen Clemmys caspica.

Fig. 35. Das häutige Rückenschild einer jungen Dermochelys coriacea von 7 cm Schildlänge. *ha*, Hals; *a*, Arme.

Fig. 36. Längsdurchschnitt einer Schuppe von der Bauchseite einer solchen Dermochelys.

Fig. 37. Der häutige Rückenschild eines Trionyx cartilagineus von 4,8 cm Länge.

Fig. 38. Längsdurchschnitt einer dorsalen Schuppe von Trionyx sinensis.

Fig. 39. Ein einzelner Hautdorn von Trionyx spinifer.

Fig. 40. Eine mit mehreren Dornen besetzte Schuppe von Trionyx spinifer.

Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane.

Von

R. S. Bergh.

Mit Tafel XXX.

Nachdem ich schon zweimal — allerdings vor längerer Zeit — Mittheilungen über die Entwicklungsgeschichte der Segmentalorgane[1] gemacht habe, bedarf es zunächst einer kurzen Motivirung dessen, dass ich nun wieder zum dritten Male das genannte Thema aufgenommen habe.

Durch Untersuchungen an *Criodrilus* und *Lumbricus* meinte ich endgültig Folgendes festgestellt zu haben: »Trichter-, Schlingen- und Endabschnitt differenziren sich aus einer einheitlichen Anlage heraus, die in den inneren Muskelplatten ohne Betheiligung der Epidermis entsteht. Und die auf einander folgenden Nephridien stehen gleich von ihrem ersten Anfang an unter einander in keinem Zusammenhang[2].« Die Bildung des ganzen Organs geht, wie ich nachwies, von einer größeren, im ventralen Theil des Septum gelegenen Zelle aus, welche ich Trichterzelle nannte. Die ganze ältere Litteratur über diesen Gegenstand ist in den genannten Arbeiten sehr eingehend behandelt, so dass ich in Bezug darauf auf jene verweisen kann. Etwas vor dem Erscheinen meiner *Lumbricus*-Arbeit erschien die größere Abhandlung von E. B. Wilson über die Embryologie derselben Gattung[3], so dass die in derselben enthaltenen abweichenden Angaben in einem Nachtrag besprochen werden konnten; es wurde daselbst hervorgehoben, dass Wilson durch Untersuchung später Stadien, die nichts entscheiden können, zu seinen Ergebnissen gelangt ist. Mit dieser in anderer Beziehung sehr verdienstvollen Arbeit brauche ich mich desshalb hier nicht mehr zu beschäftigen.

---

[1] Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane bei *Criodrilus*. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. VIII. 1888. p. 223 ff. — Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von *Lumbricus*. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890. p. 469 ff.

[2] Diese Zeitschr. Bd. L. p. 501.

[3] The Embryology of the Earthworm. Journ. of Morph. Vol. III. 1889. p. 387 ff.

Meine Darstellung wurde seitdem von mehrfacher Seite bestätigt. So wurden zunächst für die Hirudineen von BÜRGER[1] meine Angaben für durchaus richtig erklärt; bei den Hirudineen entsteht übrigens, wie ich schon früher angegeben hatte, die Endblase als eine Epidermiseinstülpung und hat demnach kein Homologon in den Segmentalorganen der Lumbriciden. Ferner wurde die obige Darstellung von MICHEL[2] durch dessen Untersuchungen über die Regeneration bei den Anneliden bestätigt: die Segmentalorgane bilden sich hier ganz nach dem von mir gegebenen Schema der embryonalen Entwicklung.

Indessen wurde auch von sehr kompetenter Seite kurz nach der Publikation meiner zweiten Arbeit eine abweichende Darstellung der Entstehung der Segmentalorgane bei *Rhynchelmis* und bei der Lumbricidengattung *Dendrobaena* gegeben. Nämlich von VEJDOVSKÝ[3]. Und diese Darstellung war es, welche mich, als ich in diesem Frühjahr ein sehr reichliches Material der Kokons von *Rhynchelmis* mir verschaffen konnte, dazu veranlasste, die Untersuchungen an den schönen wunderbar durchsichtigen jungen Exemplaren dieses Thieres nochmals aufzunehmen.

Zunächst muss aber in möglichster Kürze der Hauptinhalt der Mittheilungen VEJDOVSKÝ's besprochen werden.

Der genannte Verfasser hofft, durch seine hier zu analysirenden Untersuchungen die früheren Angaben von ihm selbst, von WILSON und von mir in Einklang gebracht zu haben (l. c. p. 353); er nähert sich aber in der That viel mehr den Ansichten WILSON's als der meinigen oder als seiner eigenen früheren Anschauung. WILSON ließ von den vier bekannten, im Ektoderm verlaufenden und von Teloblasten entspringenden Zellreihen Nr. 2 und 3 in die Bildung der Nephridien aufgehen; er leitete dieselben also von einem zusammenhängenden ektodermalen Strang her, während ich die genannten Zellreihen (+ Nr. 4) in die Bildung der Ringmuskulatur aufgehen ließ. VEJDOVSKÝ sucht nun allerdings in so fern zu vermitteln, als er bei *Dendrobaena* die Reihe 2 in die Bildung der

---

[1] Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zool. Jahrbücher. Abth. für Anat. u. Ontog. Bd. IV. 1891. p. 697 ff. — Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894. p. 440 ff.

[2] Recherches sur la régénération chez les Annélides. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. Tome XXXI. 1898. p. 245 ff.

[3] Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—1892. p. 335 ff.

Segmentalorgane aufgehen lässt, während die Reihen 3 und 4 die Ringmuskulatur bilden sollen. Von der zweiten Reihe (dem »Nephridostich«) sollen sich vorn schräg gestellte Zellreihen abgliedern, welche mit den großen Trichterzellen abschließen; das sind die Anlagen der Segmentalorgane, und der ganze »Nephridostich« soll nach und nach in diese Anlagen aufgehen. Somit stimmt Vejdovský in dem Hauptpunkt mit Wilson überein, indem er nämlich die einzelnen Segmentalorgane nicht diskontinuirlich aus den inneren Muskelplatten (dem Mesoderm), sondern aus einer kontinuirlichen ektodermalen Anlage entstehen lässt; sowohl Trichter wie Schlingentheil entstehen aus dieser Anlage. Was die kontraktile Endblase betrifft, widerspricht Vejdovský auch meinen Angaben, indem er sie von einer selbständigen ektodermalen Einstülpung herleitet.

Da ich selbst *Dendrobaena* nicht habe untersuchen können, muss ich mich, was diese Form betrifft, auf eine Kritik der Darstellung Vejdovský's beschränken. Und muss es denn gesagt werden, dass seine Angaben über diese Form nebst den zugehörigen Abbildungen durchaus nicht beweiskräftig sind. Vejdovský erläutert seine Auffassung der frühesten Entwicklungsgeschichte der Segmentalorgane nur durch drei Figuren, von denen die eine (Taf. XXX, Fig. 10) nach dem lebenden Objekt gezeichnet ist, während die beiden anderen (Taf. XXXII, Fig. 10 und 11) nach schräg geführten Schnitten dargestellt sind. Was die erste Figur betrifft, so ist es nicht möglich, dieselbe als Beweis für die These Vejdovský's anzunehmen; denn es kann aus derselben keineswegs die Lage der Trichterzellen im Ektoderm oder ihr Zusammenhang mit dem »Nephridialstreifen« mit Sicherheit erschlossen werden. Es wäre nothwendig gewesen, durch gut geführte Querschnitte und Längs- oder Schrägschnitte der betreffenden Region eine derartige Lage und eine solche Verbindung nachzuweisen, und ich lasse mich um so weniger überzeugen, als etwas dergleichen meinen Erfahrungen an *Lumbricus* durchaus widersprechen würde: die Trichterzellen liegen hier, sobald sie erkennbar werden, an der Grenze der Hautmuskelplatte und der sich bildenden Dissepimente. Und was die Schnittfiguren Vejdovský's betrifft, so gilt denselben genau der gleiche Vorwurf, den ich früher den sehr ähnlichen Figuren Wilson's machte: es sind ganz weit vorgeschrittene Stadien, die hier abgebildet sind, Stadien, in denen die von den Trichterzellen producirten Zellstränge ins Ektoderm hinauswachsen. Ich kenne solche Bilder sehr gut und habe sie auch in meinen Arbeiten dargestellt. Wie so späte Stadien als Beweise für die erste Entstehung der Segmentalorgane sollen gelten können, ist mir nicht verständlich.

Für *Rhynchelmis* hat nun VEJDOVSKÝ eine Darstellung gegeben, die von der eben erwähnten sehr abweicht. Denn trotzdem bei der genannten Gattung dieselben vier ektodermalen Zellreihen wie bei *Lumbricus* und *Dendrobaena* zur Entwicklung kommen, wird ein Hervorgehen der Segmentalorgane aus einer derselben eigentlich nur stillschweigend angenommen und ein Jeder muss aus der Darstellung des Verfassers (p. 339) sowie aus seinen Figuren (Taf. XXVI) in Übereinstimmung mit seiner früheren Schilderung[1] zu dem Schluss gelangen, dass die Trichterzellen nicht in Verbindung mit einander sind, und dass sie von vorn herein in den Dissepimenten gelegen sind. Im Übrigen macht VEJDOVSKÝ sehr interessante und zum Theil überraschende Angaben: nachdem die Trichterzelle sich in zwei zerlegt hat, soll sich zwischen denselben eine »allseitig geschlossene Vacuole« bilden, in welcher bald eine sehr deutlich hervortretende Geißel lebhaft schwingt. In dieser Form verharrt die Trichteranlage eine Zeit lang, dann theilen sich die zwei Zellen in vier; erst nachdem alle »acht Zellen, die für den Nephridiostom der erwachsenen Würmer charakteristisch sind«, vorhanden sind, öffnet sich der Trichter in die Leibeshöhle hinein, und es kommen kleinere Wimperhaare an den Zellen des Trichters zum Vorschein; neben denselben fungirt aber noch lange Zeit die Geißel. — In seiner früheren Arbeit (Syst. u. Morph. der Oligoch., p. 123) hatte VEJDOVSKÝ die Entstehung der »kontraktilen Endblase« durch Einstülpung der Epidermis angegeben, ohne jedoch — wie weiter unten zu erwähnen — genügende Beweise dafür zu liefern. Dieselbe Entstehung behauptet er in seiner späteren Arbeit auch für die Lumbriciden.

Durch die eigene Untersuchung der lebenden und konservirten *Rhynchelmis*-Jungen konnte ich in mehrfacher Hinsicht VEJDOVSKÝ's Angaben bestätigen, in anderer Hinsicht aber auch berichtigen und erweitern, wie sich aus der folgenden Darstellung ergeben wird.

Ein paar Worte über den Bau des voll ausgebildeten Trichters muss ich vorausschicken, weil VEJDOVSKÝ's Darstellung desselben

---

[1] System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884. p. 123: »Nirgends aber lassen sich diese Anfänge der Exkretionsorgane „längs der Seitenlinie als kontinuirliches Gebilde durch eine Reihe von Segmenten verfolgen", wie HATSCHEK will, sondern besitzt jedes Dissepiment seine eigene, mit der hinteren nicht zusammenhängende Anlage zur Bildung der exkretorischen Röhren.«

nicht ganz vollständig ist. Die Wimperrosette desselben besteht, wie er richtig angiebt, aus acht Zellen, welche zusammen ich als Oberlippe bezeichnen will. VEJDOVSKÝ's Figur (Syst. u. Morph. der Obligoch., Taf. XIII, Fig. 2) stellt nun aber ganz richtig die genannten acht Zellen nicht als geschlossenen Kreis dar, sondern es ist an einer Stelle eine Unterbrechung vorhanden; was aber hier die Ausfüllung bildet, darüber findet sich bei ihm keine Erläuterung. Es liegen nun hier vier ziemlich kleine Zellen dicht zusammengedrängt; sie tragen jedenfalls keine in die Segmenthöhle hinein schlagende Wimpern. Sie bilden die Unterlippe und liegen dem Septum nahe an, während die Wimperrosette (Oberlippe) von dem Septum aus in die Segmenthöhle bedeutend vorragt. Die Oberlippe ist meistens deutlich medial, die Unterlippe lateral am Septum gelegen, so dass der Trichter von der Ventralseite aus meistens in Profil gesehen wird. Das Profilbild (optischer Durchschnitt) eines solchen Trichters (aus den vordersten Leibessegmenten einer jungen *Rhynchelmis*, die seit mehreren Tagen den Kokon verlassen hatte) ist in Fig. 13 (Taf. XXX) dargestellt; an der Rückseite der Oberlippe finden sich gewöhnliche Peritonealzellen. Es ist übrigens nicht ganz leicht, diese Einsicht in den Bau des ausgebildeten Trichters zu erhalten; das Studium der Entwicklung des Organs hilft dabei ganz bedeutend.

Die Entwicklung der Segmentalorgane habe ich diesmal hauptsächlich an den lebenden Objekten studirt; nebenbei benutzte ich auch fixirte und gefärbte Präparate der abpräparirten Leibeswand (Ventralwand) der Embryonen und der jungen Würmer (diese Präparate müssen, von innen [oben] gesehen, in Wasser oder in verdünntem Glycerin untersucht werden). Endlich wurden Quer-, Frontal- und Sagittalschnittserien untersucht.

Das erste Auftreten der Segmentalorgane markirt sich bei *Rhynchelmis* wie bei anderen Obligochäten (und Hirudineen) durch große, an der Vorderwand der Septa gelegenen Zellen, die ich früher Trichterzellen nannte, die ich aber nach meinen neuen Untersuchungen eher mit dem indifferenteren Namen Nephridioblasten oder Nierenbildner belegen möchte. Die Nephridioblasten der einzelnen Segmente haben mit einander keine Verbindung: sobald sie kenntlich werden, liegen sie deutlich isolirt von einander; von einem sie verbindenden Längsstrang ist keine Rede; weder am lebenden Objekt noch an fixirten Flächenbildern, noch an Schnittserien ist die geringste Spur eines dergleichen nachzuweisen. Auch sind sie niemals im Ektoderm gelegen; sobald sie kenntlich werden, liegen sie in den

Dissepimenten. Das Alles stimmt mit dem, was VEJDOVSKÝ in Bezug auf *Rhynchelmis* beschrieben und abgebildet hat, ganz genau überein.

Die Nephridioblasten markiren sich bei *Rhynchelmis* nicht nur durch ihre Größe, sondern auch durch den Gehalt ihres Protoplasmas an ansehnlichen, stark lichtbrechenden Körnchen oder Tröpfchen, welche in allen anderen Zellen der Dissepimente fehlen (Fig. 1, Taf. XXX); diese Körnchen liegen oft innerhalb der Zelle stellenweise in größeren Gruppen, sind aber auch vereinzelt vorkommend. In Bezug auf ihre Masse herrscht eine ziemliche Variabilität: in einzelnen Nephridioblasten können sie fast fehlen, ja in ganzen Individuen von *Rhynchelmis*-Jungen können sie recht sparsam vorhanden sein; in den weitaus meisten Fällen sind sie aber sehr reichlich vorhanden, und wo sie zahlreich vorkommen, erleichtern sie die Untersuchung ganz bedeutend; ich zweifle überhaupt daran, dass ich so vollständige Klarheit über die Genese des Trichters erlangt hätte, falls dieses Kennzeichen der Nephridioblasten und seiner Descendenten nicht vorhanden sei. Durch Osmiumsäure werden sie stark gebräunt oder geschwärzt; ich habe sie nur an frischen und Osmium-Präparaten sehen können; durch Sublimat-Essigsäure so wie durch die Vorbehandlung für die Paraffin-Einbettung werden sie zum Verschwinden gebracht.

Merkwürdigerweise hat VEJDOVSKÝ diese ins Auge springende Eigenthümlichkeit der Nierenbildner in keiner seiner Figuren angedeutet und mit keinem Wort erwähnt.

Die große, körnige Zelle sprosst bald kleinere Zellen, so dass ein aus kleineren Zellen bestehender, einreihiger Strang sich ihr hinten anschließt (Figg. 2, 3). Es ist dieser Strang die gemeinsame Anlage des Schlingentheiles und des Ausführungsganges des Segmentalorgans. Die Zellen dieses Stranges haben in den weitaus zahlreichsten Fällen denselben Inhalt an Körnchen wie der Nephridioblast; schon dadurch erweisen sie sich als wahrscheinliche Abkömmlinge desselben, was denn auch durch die Beobachtung der Zellsprossung (vgl. weiter unten) zur Gewissheit erhoben wird. Die dem Strang anliegenden Zellen der Hinterwand des Septum wachsen mit ihm aus und bilden seine Peritonealumhüllung.

Etwa zu derselben Zeit damit, dass diese Sprossung der kleineren Zellen aus den Nephridioblasten anfängt, heben sich die an der Vorderwand des Dissepiments genau mediad des Nephridioblasten liegenden schärfer von der Umgebung ab: die Peritonealzellen des Septum sind sonst flacher geworden, aber die an der genannten

Stelle gelegenen Elemente springen in die Höhle vor (Figg. 2, 3, 4, 5). Erst sieht man zwei solche Zellen, welche sich aber sehr bald in vier theilen; diese Gruppe von vier Zellen bleibt dann sehr lange bestehen. Die genannten Zellen können passend als Oberlippenzellen bezeichnet werden. Sie haben eine feinkörnige Zellsubstanz und enthalten nicht die vorher erwähnten stark lichtbrechenden Körnchen oder Tröpfchen; dadurch heben sie sich meistens sehr scharf von dem Nephridioblasten ab. Auch habe ich nie etwas gesehen, was darauf hindeuten könnte, dass sie durch Sprossung aus jenem entstehen: sobald der Nephridioblast als solcher sich deutlich charakterisirt, sprosst er nur die Zellen des Stranges.

Ich kann nun versichern, dass die von Vejdovský erwähnte »Vacuole« jedenfalls bei unserer dänischen *Rhynchelmis* sich erst ausbildet und die Geißel in ihr erst zum Vorschein kommt, wenn vier Oberlippenzellen vorhanden sind; um diese Zeit ist auch ein aus sechs bis sieben Zellen bestehender Strang vorhanden. Vejdovský behauptet ein viel früheres Erscheinen der »Vacuole« und der Geißel. Ich habe mir alle erdenkliche Mühe gegeben, um dieselben in solchen frühen Stadien zu finden. Nicht ein einziges Mal ist es mir geglückt; immer beobachtete ich von dem vorher erwähnten Stadium an die »Vacuole« und das Schwingen der Geißel in derselben mit großer Deutlichkeit, früher aber nie auch nur eine Andeutung dieser Erscheinungen. Und zwar wurden alle diese Beobachtungen mittels einer sehr feinen und scharfen apochromatischen Öllinse von Zeiss angestellt.

Vejdovský behauptet nun, dass die »Vacuole« in allen diesen früheren Stadien und noch bis weit später vollkommen geschlossen sei. Ich weiß nicht recht, wie er sich das eigentlich vorstellt, da die sie begrenzenden Zellen doch nach seinen eigenen Zeichnungen gegen die Segmenthöhle zu aus einander weichen. Denkt er sich eine breite Intercellularbrücke zwischen den Zellen als Abschluss der »Vacuole« ausgespannt? Sonst muss doch die Vacuole nur als Fortsetzung des Zwischenraums zwischen den Zellen erscheinen.

Ich bin aber im Stande, bestimmt nachzuweisen, dass es sich damit anders verhält: dass die »Vacuole« keine Vacuole, sondern eine Fortsetzung der Segmenthöhle, gegen diese offen ist. Allerdings ist es richtig, dass sie sich nach hinten erweitert, und allerdings können die Ränder der Nephridioblasten und der Oberlippenzellen sich mitunter so dicht an einander legen, dass die »Vacuole« wirklich wie geschlossen aussieht, aber in anderen Fällen (Figg. 6, 7, 8).

klaffen die Ränder ganz deutlich, so dass die »Vacuole« als ein Divertikel der Segmenthöhle erscheint. Dasselbe konnte außer am lebenden Objekt noch an Frontalschnittserien (Figg. 14—16) nachgewiesen werden. Und endlich beobachtete ich einmal eine Abnormität, die an und für sich schon als genügender Beweis gelten dürfte. Die Geißel hatte nämlich eine verkehrte Richtung genommen und führte anstatt in der »Vacuole« in der Segmenthöhle ihre Schwingungen aus (Fig. 7). Ich meine auch gesehen zu haben, wie der Nephridioblast und die Oberlippenzellen z. B. durch die Kontraktion von benachbarten Blutgefäßampullen zur Berührung genähert und dann wieder von einander entfernt werden können, so dass die »Vacuole« bald geschlossen, bald offen erscheint. Doch ist es schwierig dies mit genügender Sicherheit zu verfolgen.

Ob die Geißel von dem Nephridioblasten oder von einer der Oberlippenzellen entspringt, habe ich nicht mit völliger Sicherheit entscheiden können; desshalb ist auch in meinen Abbildungen ihre Ursprungsstelle nicht angegeben. Doch bin ich geneigt, mit VEJDOVSKÝ anzunehmen, dass sie von den Nephridioblasten ausgeht. Allerdings war ich eine Zeit lang dieser Ansicht sehr abgeneigt wegen der Richtung, in welcher die Sprossung der kleineren Zellen aus der genannten größeren Zelle stattfindet. An fixirten und gefärbten Präparaten von der Bauchwand junger, dem Kokon entnommener *Rhynchelmis*[1] habe ich sehr oft Kerntheilungsfiguren in den Nephridioblasten beobachtet, und zwar ist die Theilungsrichtung eine sehr konstante: die Äquatorialplatte und die Tochterplatten stehen immer etwa senkrecht zur Fläche des Septum (Figg. 17, 18) und die kleineren Zellen werden mediad gesprosst, also in der Richtung gegen die Oberlippenzellen. Hier sieht man denn auch oft (Figg. 17, 19) dem Nephridioblasten eine kleinere Zelle ansitzen, offenbar die durch die letzte Sprossung erzeugte Strangzelle. Dieselbe trennt anscheinend den Nephridioblasten von den Oberlippenzellen, und ich war desshalb, bis die topographischen Verhältnisse mir ganz klar geworden waren, nicht der Ansicht geneigt, dass die Geißel jener Zelle angehöre, da diese in solchen Fällen von der »Vacuole« ausgeschlossen zu sein schien. Das ist sie aber in der That nicht; denn die kleineren Zellen werden nicht genau mediad, sondern etwas in schräg dorsader Richtung abgeschnitten. Schon in Figg. 17 und 19, welche von oben innen) gesehen sind, erkennt man, dass die vorderste Strangzelle einen Theil von einer Oberlippenzelle verdeckt, und sehr deutlich lässt sich an Querschnitten (Fig. 20) beobachten, dass der Nephridioblast noch lateroventrad die »Vacuole« begrenzt, während dieselbe laterodorsad von der vordersten (jüngsten) Strangzelle, mediad von den vier Oberlippenzellen umschlossen wird.

---

[1] An jungen Würmern, die schon eine Zeit lang aus dem Kokon heraus waren und ihren Dotter verbraucht hatten, fand ich nur ganz ausnahmsweise Theilungen des Nierenbildners; auch in der Epidermis waren Theilungen nicht häufig, wahrscheinlich wegen viel zu knapper Ernährung.

Der Nephridioblast ist also ein echter Teloblast, der lange Zeit hindurch kleinere Zellen sprosst. Die älteren derselben werden durch die fortgesetzten Sprossungen neuer Zellen nach hinten gedrängt, so dass der Strang den in Fig. 14 dargestellten typischen Verlauf hat (was in den Figuren nach den lebenden Objekten nicht deutlich erkennbar ist). Die Theilungspotenz des Nephridioblasten ist größer als die der kleineren Strangzellen, was daraus ersehen werden kann, dass die ihr zunächst gelegene (zuletzt gesprosste) Zelle nie in Theilung gefunden wird; weiter hinten im Strang sind dagegen (in früheren Stadien) sehr häufig Theilungen zu beobachten. Jedoch habe ich die relativen Theilungspotenzen in diesem Falle nicht berechnet[1].

Wenn eine (wahrscheinlich genau bestimmte) Zahl von Strangzellen gesprosst ist, hört der Nephridioblast mit der Produktion derselben auf, und es findet nun eine Theilung desselben in zwei gleiche Zellen statt (Fig. 11). Schon früher (Fig. 9) haben sich die Oberlippenzellen in die definitiven achte getheilt (in gefärbten Präparaten habe ich einzelne Male Theilungsfiguren in diesen Zellen beobachtet). Erst nachdem alle acht gebildet sind, erhalten sie feine Wimperhaare (Figg. 10, 11, 12, 13), aber lange Zeit beobachtet man noch immer die viel mächtigere Geißel, die in dem vorderen Theil der Röhre schwingt. Die zwei durch die äquale Theilung des Nephridioblasten hervorgegangenen Zellen haben keine solche feinere Wimpern: sie stellen nun die Anlage der Unterlippe des Trichters dar und machen nun bald eine weitere Theilung durch, so dass also die vier definitiven Zellen entstehen (Fig. 12). Erst dann werden die stark lichtbrechenden Körnchen oder Tröpfchen undeutlich, und die Unterlippenzellen werden sehr unscheinbar und nicht ganz leicht zu erkennen. Kurz vor oder nach der ersten äqualen Theilung des Nephridioblasten verlängert sich erst die »Vacuole« in eine längere Röhre, und es findet nun sehr schnell die Aushöhlung des ganzen Schlingentheils sowie des Ausführungsganges statt.

---

[1] Vgl. meine Abhandlung: Über die relativen Theilungspotenzen einiger Embryonalzellen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. II. 1895. p. 281 ff.

Also, um das Vorhergehende kurz zusammenzufassen: aus dem Nephridioblasten entstehen zunächst durch Sprossung in mediader und schräg dorsader Richtung die Zellen, welche später die Schlinge und den Ausführungsgang bilden und zunächst einen einreihigen, soliden Strang zusammensetzen; später entstehen aus dem Nephridioblasten durch äquale Theilungen die vier Zellen der Unterlippe. Die Oberlippe bildet sich aus feinkörnigen, mediad zum Nephridioblasten gelegenen Zellen. — Die »Vacuole« VEJDOVSKÝ's ist keine solche, sondern erscheint als Divertikel der Segmenthöhle.

Mit der speciellen Ausbildung des Schlingentheiles habe ich mich nicht eingehender beschäftigt und kann ich VEJDOVSKÝ's Darstellung dieses Gegenstandes nichts Wesentliches beifügen. Hervorheben möchte ich nur, dass der vorderste erweiterte Theil des postseptalen Abschnittes der voll ausgebildeten Segmentalorgane der jungen Würmer mit den für den Nephridioblasten charakteristischen Körnchen geradezu überladen ist, und desshalb in Osmiumpräparaten schwarzbraun erscheint, während der darauffolgende, größere Abschnitt der Schlinge vor jenen Körnchen frei ist. Ein derartig differenzirter, vorderster Theil der Röhre kommt auch bei einigen anderen Oligochäten vor, so z. B. bei *Stylaria proboscidea*: es gelingt hier durch vitale Färbung der Körnchen mittels Neutralroth diesen Abschnitt sehr scharf hervortreten zu lassen. Bei *Chätogaster* lässt sich ein solcher Abschnitt nicht scharf erkennen.

Die Bildung des Ausführungsganges habe ich aber noch genauer darzulegen, weil VEJDOVSKÝ's Angaben hierüber mit meinen alten und neuen Erfahrungen sich durchaus nicht vereinigen lassen. Ich darf wohl sagen, dass ich seiner Zeit an die Untersuchung der Lumbriciden ohne irgend welches Vorurtheil in dieser Hinsicht herangegangen bin, da ich schon lange vorher durch Untersuchungen an Hirudineen mit Sicherheit wusste, dass eine kontraktile Endblase an den Segmentalorganen als Einstülpung der Epidermis bei Anneliden sich sehr wohl anlegen kann[1]. Die thatsächlichen Befunde fielen aber so aus, dass ein derartiger Vorgang bei *Criodrilus* und *Lumbricus* nicht annehmbar schien; ich konnte nachweisen, wie der von dem Nephridioblasten producirte Zellstrang ins Ektoderm hinauswächst und hier nach außen durchbricht. Die Gegenbeweise VEJDOVSKÝ's sind in genannter Beziehung sehr schwach. Er bildet in seinem Oligochätenwerke[1] zwei Stadien (von *Tubifex* und von *Rhynchelmis*) ab, in denen man die fast fertig ausgebildete Endblase sieht; aber eine wirkliche Vermehrung, Einwucherung oder Einstülpung von Epidermiszellen an der Ausmündungsstelle der Segmentalorgane hat er durchaus nicht nachgewiesen. Und eben so scheinen seine neueren Angaben über die Lumbriciden[2], die auch nicht von Abbildungen begleitet sind, sehr wenig überzeugend.

---

[1] Die Exkretionsorgane der Würmer. Kosmos. 1885. Bd. II. p. 113.

In der That konnte ich bei *Rhynchelmis* eben so wenig wie bei *Criodrilus* oder *Lumbricus* eine epidermoidale Entstehung des Endstücks der Segmentalorgane nachweisen. Der eben erwähnte Strang, welcher die Anlage des Schlingentheils und des Ausführungsganges darstellt, erweist sich schon ganz früh mit seinem Hinterende an die Haut fest angeheftet, was besonders leicht erkannt werden kann, wenn das Septum mit dem ganzen vorderen Theil der Nephridialanlage hin und her bewegt wird: die Anheftungsstelle an der Haut ist bei diesen Bewegungen gleich wie ein fixer Punkt. An Schnitten sieht man in frühen Stadien Bilder wie Figg. 21 und 22: es ist nicht ganz leicht, hier zu bestimmen, ob die Fortsetzung der Nephridialanlage in der Epidermis dieser letzteren oder der Nephridialanlage selbst angehört. Eine scharfe Abgrenzung der letzteren gegen die erstere traf ich in solchen Stadien nie, und bin ich nach meinen früheren Befunden an Lumbriciden, bei denen die Sache viel klarer ist, nicht in Zweifel darüber, dass die Nephridialanlage in die Epidermis hinauswächst, um die äußere Öffnung zu erhalten. So wenig in diesen wie in den späteren Stadien ist je eine besondere Wucherung oder Einstülpung der Epidermiszellen nachzuweisen, und zwar durch keine Behandlungsweise (weder am lebenden Objekt, noch an ganzen fixirten Stücken, noch an Schnitten). Überhaupt finde ich die von Vejdovský beschriebene Enderweiterung nur in relativ seltenen Fällen (Fig. 24, Flächenbild und Fig. 26, Querschnitt). Meistens ist die Nephridialröhre bis an die Mündung gar nicht besonders erweitert, sondern geht als dünne Röhre bis an die Epidermis heran, oder lässt sich in dieselbe hinaus verfolgen (Figg. 25, 27), so auch noch in den vordersten Segmenten bei jungen Würmern, die schon wochenlang im Freien gelebt hatten. Das jüngste Stadium, in welchem ein Porus erkennbar war, ist in Fig. 23 dargestellt: ein einfacher cylindrischer Strang verläuft bis zum Porus (die Mündungen finden sich dicht vor oder mediad der ventralen Borsten).

---

[1] System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884. p. 123.

[2] Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. p. 348—349.

Nach alledem meine ich meine ursprüngliche These, dass Trichter-, Schlingen- und Endabschnitt bei den Oligochäten aus einer einheitlichen Anlage hervorgehen, auch für *Rhynchelmis* festhalten zu müssen. Nur ist die Trichteranlage frühzeitig in Oberlippe und Unterlippe differenzirt, und wächst der Schlingentheil von der Unterlippe aus[1].

In Bezug auf die allgemein-morphologische Auffassung der Segmentalorgane der Anneliden steht Verfasser dieser Arbeit auf einem von demjenigen der meisten anderen Autoren verschiedenen Standpunkt. Während diese die Summe der Segmentalorgane als Homologon des verzweigten Exkretionsapparats der Plattwürmer und Räderthiere anzusehen geneigt sind und demgemäß ihre Beziehungen zu den Ursegmenten als sekundäre auffassen, habe ich nie genügende Anhaltspunkte für eine derartige Ansicht finden können und bin zu einer ganz anderen Auffassung gelangt. Ich legte nämlich das Hauptgewicht auf die fundamentale anatomische Thatsache, dass die Segmentalorgane Verbindungsröhren zwischen den Ursegmenten und der Außenwelt sind. Dies scheint ein ganz typisches Verhältnis zu sein und wird durch die Entwicklungsgeschichte aufs klarste bestätigt, und indem ich nun die Ursegmente der Anneliden mit den Geschlechtsfollikeln der Nemertinen gleichstellte[2], erblickte ich in den Segmentalorganen Homologa der Ausstülpungen, welche von jenen auswachsen um die Ausführungsgänge für die Geschlechtsprodukte zu bilden. Hierdurch wären denn ihr typisches segmentales Auftreten und die Existenz von inneren Öffnungen genügend erklärt, und sie dürften demnach zu dem verzweigten Exkretionsapparat der Plattwürmer und Räderthiere, welche keine Relation zu Geschlechtsfollikeln oder Ursegmenten hat, nicht in Beziehung gebracht werden.

Ich habe seiner Zeit in mehreren meiner angeführten Schriften die Argumente für die »Einheitstheorie des Exkretionsapparates« scharf und ausführlich kritisirt und kann also, was die frühere Litteratur über diesen Gegenstand betrifft, auf jene verweisen. Hier sind nur noch ein paar Bemerkungen über einiges später Hinzugekommene zu machen. Ein besonders ins Feuer gebrachtes Argument war schon damals die Existenz eines »nephridialen Netzwerkes« sowie die Vervielfältigung der Segmentalorgane bei verschiedenen Lumbriciden, indem dieses anatomische Verhalten leichthin als ein primitives, ursprüngliches angenommen wurde. Sowohl Vejdovský[1] wie Beddard[2] haben nun durch entwicklungsgeschichtliches Beobachten nachgewiesen, dass sowohl das Zahlreichwerden wie das Netzwerkbilden der Segmentalorgane sekundäre Erscheinungen sind, und dass der ursprüngliche Zustand immer ein solcher ist, wo einfache, paarige Nephridien vorhanden sind. Beddard giebt auch offen zu (l. c. p. 534), dass diese Thatsachen »have shaken considerably the position, which I have taken up in regard to the phylogenetic development of the nephridia in the Oligochaeta«, sucht aber nichtsdestoweniger immer noch 1895[3] einen Rest seiner »Theorie« zu retten und will keineswegs zu dem entgegengesetzten Standpunkt übergehen. Und was muss man nun erst von der Methode Benham's[4] sagen, der einfach die genannte Thatsache — die ursprüngliche Existenz von einfachen paarigen Nephridien bei Formen, bei denen später Vervielfältigung und Netzwerkbildung zu Stande kommen — für »merely caenogenetic« erklärt? Man frägt die Natur, indem man sie beobachtet, um Aufklärung über die Richtigkeit oder Unrichtigkeit einer Theorie. Lautet ihre Antwort günstig für die Theorie, so hat die Natur richtig geantwortet; lautet sie ungünstig, so hat die Natur einfach gefälscht, und man erspart es sich aus leicht zu verstehenden Gründen die Motive anzugeben, wegen derer sie gefälscht habe. Die Methode ist bequem: man wird durch solches Verfahren überhaupt jede Theorie allem Geschehen der Natur gegenüber retten können.

---

[1] Eine Revision der früheren Untersuchungen von mir u. A. über die Entstehung des Trichters bei Lumbriciden ist nun nothwendig geworden. Was wird hier aus der Trichterzelle?

[2] Die Exkretionsorgane der Würmer. l. c. p. 120.

---

[1] Zur Entwicklungsgeschichte des Nephridialapparates von *Megascolides australis*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL. 1892. p. 552 ff.

[2] Researches into the Embryology of the *Oligochaeta*. I. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XXXIII. 1892. p. 495 ff.

[3] A monograph of the order *Oligochaeta*. Oxford 1895. p. 52. »This view — das Netzwerk als primitiv — must evidently now be given up; but on the other hand, it is by no means permissible to adopt the converse view allready suggested. It does not follow, that the diffuse nephridia are the outcome of a branching and specialization of the paired nephridia; on the contrary the developmental facts absolutely disprove this (!!). What they do prove, is that both paired and diffuse nephridia are formed out of similar pronephridia; that in fact both kinds of excretory organs are equally ancient.«

[4] The Nephridium of *Lumbricus* and is Blood-supply; with Remarks on the Nephridia in other *Chaetopoda*. Quart. journ. of micr. sc. Vol. XXXII. 1891. p. 315.

Wirkliche Thatsachen, die für die eben besprochene Theorie sprechen könnten, hat seit meinen früheren Arbeiten hierüber, so viel ich weiß, nur Vejdovský beizubringen versucht, nämlich theils die vermeintliche Abgliederung der Segmentalorgane von einem kontinuirlichen, ektodermalen Nephridialstrang bei Lumbriciden, theils das vermeintlich ursprüngliche Geschlossensein der Trichterhöhle (der »Vacuole«) bei *Rhynchelmis.* Ich habe oben, was den ersten Punkt betrifft, nachgewiesen, dass Vejdovský's Beobachtungen absolut nichts beweisen; was die zweite Sache betrifft (die Bildung des Trichters), so sind seine Untersuchungen nach den hier vorgelegten Beobachtungen entschieden unvollständig und theilweise unrichtig, letzteres gerade, was das Geschlossensein anbelangt.

Nach alledem sehe ich auch hier nicht die geringste Veranlassung, den früher von mir vertretenen Standpunkt zu verlassen oder zu modificiren.

Kopenhagen, Mai 1899.

Nachtrag.

Nachdem das Manuskript obiger Abhandlung schon lange in den Druck geschickt war, hatte ich Gelegenheit, über die Entwicklung der Segmentalorgane in dem wachsenden Hinterende bei *Stylaria proboscidea* Beobachtungen anzustellen. Die Entwicklung verläuft hier in sehr ähnlicher Weise wie bei den *Rhynchelmis*-Embryonen. Auch hier tritt zunächst ein kleiner Divertikel der Segmenthöhle auf, in die hinein eine kräftige Geißel schlägt; doch treten diese Erscheinungen relativ ein wenig später auf als bei *Rhynchelmis*; aber dann geht auch die weitere Entwicklung schneller vor sich: nur wenige Segmente vor demjenigen, in dem die »Vacuole« und die Geißel auftraten, findet man die ganze Röhre ausgehöhlt und den Trichter voll ausgebildet. Zunächst tritt auf einer der Oberlippenzellen ein einziges langes Wimperhaar auf, welches in der Segmenthöhle pendelartig sich bewegt (während die in der »Vacuole« schlagende starke Geißel eine undulirende Bewegung zeigt). Bald tritt neben demselben ein kleineres Wimperhaar auf, und kurz danach sind an den Oberlippenzellen zahlreiche Wimperhaare vorhanden. — Übrigens ist für das Studium der Entwicklung der Segmentalorgane *Stylaria* kein ganz so günstiges Objekt wie *Rhynchelmis.*

In den ausgebildeten Segmentalorganen einer *Pachydrilus*-Art findet sich der scharfe Gegensatz zwischen den kleineren, in der Segmenthöhle schlagenden Wimperhaaren, und den sehr langen in dem vordersten Theil der Röhre undulirenden Geißeln sehr ausgeprägt.

Juli 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXX.

Fig. 1—13 sind nach dem Leben, von der Bauchfläche gesehen, gezeichnet (Zeiss, Apochr. 2 mm, 1,30. Comp. Oc. 4).

Fig. 1. Jüngstes Stadium, der Nephridioblast an der Vorderwand des Septum.

Fig. 2—4. Successive Stadien der Sprossung des Stranges und des Erscheinens der Oberlippenzellen.

Fig. 5. Flächenbild des Nephridioblasten und der vier Oberlippenzellen.

Fig. 6. Erscheinen der »Vacuole« und der Geißel.

Fig. 7. Abnorme Verlaufsrichtung der Geißel: sie schwingt in die Segmenthöhle hinein.

Fig. 8. Weiteres Stadium: die Zellgrenzen im Strang sind nicht zu sehen; die Oberlippenzellen haben sich vermehrt.

Fig. 9. Flächenbild des Nephridioblasten und der acht noch wimperlosen Oberlippenzellen.

Fig. 10. Die Wimperhaare sind an den Oberlippenzellen erschienen; der Strang hat sich ausgehöhlt.

Fig. 11 u. 12. Flächenbilder der Trichteranlage in zwei weiteren Stadien (mit zwei resp. vier Unterlippenzellen).

Fig. 13. Der in allem Wesentlichen fertige Trichter in optischem Durchschnitt.

Fig. 14—16. Junge Segmentalorgananlagen aus Frontalschnittserien. Die Einsenkung zwischen dem Nephridioblasten und den Oberlippenzellen (das Offensein der »Vacuole«) sehr deutlich. Fig. 16 ist ein erheblich älteres Stadium als Fig. 14 und 15.

Fig. 17—19. Junge Segmentalorgananlagen nach Ganzpräparaten der Bauchwand (von oben oder innen gesehen). In Fig. 17 u. 18 sieht man die Sprossung der kleineren Zellen aus dem Nephridioblasten. Sublimat-Alaunkarmin.

Fig. 20. Querschnitt durch eine junge Trichteranlage. Der Hohlraum ist begrenzt mediad von den vier Oberlippenzellen, lateroventrad von dem Nephridioblasten, laterodorsad von der jüngsten Strangzelle.

Fig. 21. Junges Segmentalorgan aus einer Sagittalschnittserie (Anfang am Septum, Ende in der Epidermis). Neben demselben eine Blutgefäßampulle.

Fig. 22. Endstück eines jungen Segmentalorgans sowie die benachbarten Epidermiszellen (Sagittalschnitt).

Fig. 23. Jüngstes Stadium, in dem die äußere Mündung als feiner Porus deutlich ist, Flächenbild. Osmiumsäure.

Fig. 24. Weiteres Stadium; das Endstück ist schwach erweitert und zeigt nahe der Mündung zwei Kerne; die angrenzenden Epidermiszellen bilden eine Rosette. Flächenbild, Osmiumsäure.

Fig. 25—27. Querschnitt durch die Mündungsstellen von weit entwickelten Segmentalorgananlagen und der benachbarten Epidermis und Ringmuskulatur. Nur in Fig. 26 ist eine kleine Erweiterung vorhanden. Fig. 27 stammt von einem der Geschlechtssegmente einer jungen Rhynchelmis, die schon seit etwa einer Woche aus dem Kokon heraus war.

Fig. 14—27 bei derselben Vergrößerung wie Fig. 1—13, zum Theil mit dem Prisma entworfen.

Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren.

(Aus dem zoologischen Institute der Universität Berlin.)

Von

Dr. **Erich Schwartze**

(Frankfurt a. M.).

Mit Tafel XXXI—XXXIV.

Einleitung.

Seit Herold 1815 seine »Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge, anatomisch und physiologisch bearbeitet«, herausgegeben hat, sind im Laufe der Jahre eine große Anzahl von Arbeiten erschienen, die sich mit der Entwicklungsgeschichte der Insekten beschäftigen. Besonders während der letzten zwanzig Jahre ist die Litteratur auf diesem Gebiete mit immer steigender Schnelligkeit angewachsen, so dass heute die hierher gehörigen Abhandlungen bereits nach Hunderten zu zählen sind. Auch über die Entwicklung einzelner Organe und Organsysteme, z. B. des Genitalsystems, des Nervensystems, des Verdauungskanals etc. finden sich meist schon eine ganze Reihe von Arbeiten, die indess vielfach zu durchaus abweichenden Resultaten gelangen. Man muss in Folge dessen zugestehen, dass wir trotz der im Ganzen gewaltigen Menge von Beobachtungen und Untersuchungen, die wir in der Litteratur niedergelegt finden, doch über einzelne Vorgänge bei der Entwicklung der Insekten noch nicht völlig im Klaren sind.

Eine solche Frage, die von den verschiedenen Autoren in sehr verschiedenem Sinne beantwortet worden ist, bezieht sich auf die Entwicklung des Mitteldarmes. Drei Ansichten sind hierüber aufgestellt worden: nach der einen sollte das Epithel des Mitteldarmes von den Dotterzellen gebildet werden; nach der zweiten entsteht es aus einer vorderen und einer hinteren »Entodermanlage«, die sich vom »Entomesoderm« bald nach dessen Entstehung aus dem Ektoderm absondern; nach der dritten Meinung endlich ist der ganze Darmtrakt ektodermaler Natur. Die Anhänger der ersten Anschauung sind DOHRN (66, 76), PAUL MAYER (76), BOBRETZKY (78), BALFOUR (80), HERTWIG (81), PATTEN (84), AYERS (84), WILL (88) und TICHOMIROWA (90, 92). TICHOMIROFF (79, 82) hat die erste und die zweite Bildungsart beobachtet, GRABER (88, 89, 90, 91) an verschiedenartigen Objekten alle drei Arten. Im Übrigen sind für die zweite Art der Entwicklung eingetreten HATSCHEK (77), GRASSI (84), KOROTNEFF (85), HEIDER (89), KOWALEWSKY (71), NUSBAUM (88), CHOLODKOWSKY (85), WHEELER (89) und RITTER (90), und für die Entwicklung des Mitteldarmes aus ektodermalen Lamellen, die vom Vorder- und Enddarm auswachsen, GANIN (74), WITLACZIL (84), VOELTZKOW (89), HEYMONS (95, 96, 97, 98), LÉCAILLON (98) und RABITO (98). Doch haben von den Vertretern der letzten Anschauung die drei erstgenannten nur mehr oder weniger vage Vermuthungen geäußert, und unbestreitbar gebührt HEYMONS das Verdienst, zuerst den ektodermalen Ursprung des Mitteldarmes klar und genau bewiesen zu haben.

Mit der Art der Entwicklung des Mitteldarmes bei Lepidopteren soll sich die vorliegende Arbeit im Wesentlichen befassen; doch sollen auch einige andere Fragen, z. B. die Natur der ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei, die Bildung des Mesoderms und der Blutzellen, berührt werden; schließlich werde ich noch einige Bemerkungen über die Keimblätter im Allgemeinen anfügen.

Material und Konservirungsmethoden.

Zur Untersuchung der Darmentwicklung habe ich in der Hauptsache Eier von dem chinesischen Spinner Lasiocampa fasciatella Mén. var. excellens benutzt. Die Eier zeigen eine schön rothbraune mit hellerer Marmorirung untermischte Färbung; an jedem Pole liegt ein heller Fleck, in einem derselben in der Mitte ein kleineres dunkelbraunes Fleckchen, dessen Centrum die Mikropyle einnimmt. Der Dotter ist von grüner Farbe. Die Längsachse des Eies misst ca. 2,7 mm, seine größte Querachse ca. 2,2 mm. Für die Beobachtung der jüngsten Stadien habe ich außerdem Eier von Ocneria dispar L. angewendet, die bekanntermaßen in den sogenannten Schwämmen, d. h. haufenweise von der Afterwolle des Weibchens umkleidet, abgelegt werden. Diese Eier sind von einheitlicher hellerer oder dunklerer gelbbrauner Färbung und haben die Gestalt eines abgeplatteten Ellipsoides, dessen kurze Längsachse 1,0 mm, dessen längere Querachse 1,2 mm misst. Die Farbe des Dotters ist gelblich. Zur Vergleichung wurden außerdem einige Schnittserien von Embryonen von Porthesia chrysorrhoea L. und P. auriflua Fabr. so wie von Attacus cynthia Dru. und Pieris brassicae L. angefertigt.

Als Konservirungsflüssigkeiten kamen Pikrinsäure, Pikrinschwefelsäure, Pikrinsalpetersäure und koncentrirte Sublimatlösung kalt oder auf ca. 70° C. erwärmt zur Anwendung; im ersteren Falle wurden die Eier vorher mit 90° heißem Wasser abgetödtet, stets aber zuerst angestochen. Bei sehr alten Embryonen eignet sich erwärmter Sublimatalkohol am besten. Zur Färbung wurden Karminfarben, seltener Hämatoxylin benutzt. Für die Konservirung von Raupendärmen gebrauchte ich nach einer mir von Herrn Dr. Rengel freundlichst angegebenen Methode die sogenannte Hermann'sche Lösung (Platinchloridosmiumessigsäure) und Holzessig. Eine Färbung wird bei dieser Methode nicht mehr angewendet, da auch ohne diese die Kerne deutlich differenzirt erscheinen.

Einige Bemerkungen über die ersten Entwicklungsstadien bis zur Blastodermbildung.

Es ist bekannt, dass die Furchungszellen durch mitotische Theilung des befruchteten Eikernes entstehen. Ich habe nun bei den Eiern von Lasiocampa und Ocneria zwar diesen Vorgang nicht direkt beobachten können, wohl aber einige Stunden alte Stadien vorgefunden, bei denen nur einige wenige Furchungszellen im Centrum des Eies liegen, ein Umstand, der die Entstehung derselben durch Theilung der ersten Furchungszelle, d. h. der Zelle, die gebildet ist aus dem befruchteten Eikern und seinem Plasmahof, sehr wahrscheinlich macht. Dass es sich hierbei um wirkliche Zellen und nicht bloß, wie manche frühere Autoren annahmen, um isolirte Kerne handelt, die höchstens durch feine Protoplasmastränge mit einander zu einem Syncytium verbunden sein sollten, das folgt mit vollkommener Sicherheit daraus, dass stets um den stark gefärbten Kern herum ein schwächer gefärbter Plasmakörper deutlich wahrnehmbar ist. Der letztere ist von amöboider Gestalt, mit zahlreichen unregelmäßig gestalteten, aber stets spitz auslaufenden Fortsätzen versehen. Diesen Plasmaleib von sternförmiger Gestalt haben einzelne ältere Forscher zwar beobachtet, aber trotzdem diesen Gebilden nicht die Natur wirklicher Furchungszellen zuerkannt. Ich vermag aber den Unterschied zwischen einer Zelle und einem von Plasma umgebenen Zellkern nicht wohl einzusehen.

Wenn es soeben abgelehnt wurde, die Gesammtheit der Furchungszellen als ein Syncytium anzusehen, so soll damit nicht gesagt sein, dass feine Plasmaverbindungen zwischen den Furchungszellen nicht vorhanden seien. Deren Existenz scheint mir im Gegentheil sogar vollkommen sicher, da der Dotter im Centrum, in dem die Zellen liegen, bedeutend stärker mit Plasma durchsetzt ist, als weiter außen. Während nämlich außen die Dotterschollen scharf kontourirt erscheinen, sind ihre Umrisse in der Nähe der Furchungszellen verschwommen, die Grenzen stellen sich nur als ein mehr oder weniger deutliches Netzwerk dar. Dieser Unterschied im Aussehen des Dotters ist besonders groß bei Ocneria; bei Lasiocampa tritt er weniger scharf hervor, ist aber auch hier deutlich zu erkennen.

Die Furchungszellen zeigen in diesem Stadium zum großen Theil sehr deutliche karyokinetische Figuren, in denen auch die achromatischen Spindeln gut erkennbar sind. — Da, wo die Dotterkugeln scharf kontourirt sind, zeigt es sich, dass ihre Gestalt kugelförmig ist, allerdings oft mit schwachen Abplattungen in Folge des gegenseitigen Druckes, und dass ihr Durchmesser zwischen 24 μ und 7 μ schwankt; am Rande des Eies werden sie noch kleiner, die äußersten erscheinen bei 70facher Vergrößerung noch fast punktförmig. Eine solche fein granulirte äußerste Dotterschicht hat auch Bobretzky (78) bei Porthesia und Pieris und Giardina (98) bei Mantis beobachtet. Eine äußere dotterfreie Plasmaschicht, ein Weismann'sches Keimhautblastem, ist entweder gar nicht oder höchstens als ganz feines Häutchen vorhanden. Auch hierin stimmen die Verhältnisse bei Mantis und bei Porthesia und Pieris nach den Untersuchungen der oben genannten Autoren mit den hier beschriebenen überein. Jedenfalls ist das Keimhautblastem an Masse so unbedeutend, dass es bei der Blastodermbildung durchaus keine so große Rolle spielen kann, wie Weismann und Andere ihm zugeschrieben haben. Bei Lepidopteren ist überhaupt, so viel ich weiß, niemals ein Blastem beobachtet worden.

Auf Querschnitten durch Eier von Ocneria dispar, die ungefähr 24 Stunden nach der Ablage konservirt sind, erhält man Bilder, die das Ansehen von Fig. 1 darbieten. Eine Anzahl der jetzt schon viel zahlreicheren Furchungszellen haben sich in eine außerordentlich regelmäßige Ellipse gestellt, die dem Umfange des Eies koncentrisch ist. Schnitte in verschiedener Richtung ergeben ganz ähnliche Bilder; man kann also hieraus den Schluss ziehen, dass im Raume diese Furchungszellen so gelagert sind, als ob sie an einer der Oberfläche des Eies ähnlichen und koncentrischen Fläche angeheftet wären. In diesen Zellen findet man zahlreiche karyokinetische Figuren, und die Theilungen finden alle tangential zu der von den Zellen eingenommenen Fläche, also paratangential zur Oberfläche des Eies statt. Diese Zellen sind in eine Schicht von stärker protoplasmatischem Dotter eben so eingelagert, wie früher, als sich noch alle Zellen im Centrum befanden.

Nun liegen aber nicht sämmtliche Furchungszellen in dieser ellipsoidischen Fläche, vielmehr sind auch eine ganze Anzahl innerhalb derselben im Centrum des Eies in unregelmäßiger Vertheilung zurückgeblieben; in deren Umgebung sind aber die Dotterkugeln scharf von einander gesondert, eben so wie in der äußersten Schicht des Eies außerhalb von dem stärker protoplasmatischen Mantel. Auch habe ich an diesen Zellen nirgends mehr eine Karyokinese wahrnehmen können, wohl aber zeigen viele derselben einen Zerfall der Kernsubstanz in einzelne Chromatinbrocken, wie es Fig. 2 darstellt, in der eine der in Fig. 1 im Inneren liegenden Zellen (in Fig. 1 mit *z* bezeichnet) bei 1120facher Vergrößerung wiedergegeben ist.

Im Laufe der weiteren Entwicklung wandern nun die äußeren Zellen immer weiter nach außen, behalten aber ihre regelmäßige Stellung bei und vermehren sich durch fortgesetzte indirekte paratangentiale Theilungen. Immer ist die Schicht des Dotters, in der diese äußeren Furchungszellen liegen, stärker protoplasmatisch als der innen liegende Kern mit den zurückbleibenden Furchungszellen und als der äußere Mantel. Es scheint also, als ob die Zellen auf das im Ei ursprünglich gleichmäßig zwischen den Dotterkugeln vertheilte Protoplasma wie Attraktionscentren wirkten und dasselbe bei ihrer Wanderung mit nach der Peripherie zögen.

Die äußeren Furchungszellen erreichen die Peripherie des Eies zuerst am Äquator, zuletzt an den Polen. An der Oberfläche ordnen sich nun die Zellen unter fortgesetzten lebhaften Theilungen in tangentialer Richtung gleichmäßig neben einander an und bilden so das Blastoderm. Hierbei drängt sich mir die Ansicht auf, dass die Zellen des Blastoderms das im Dotter enthaltene Protoplasma, in dem sie vorher eingebettet lagen, resorbiren; denn in etwas späteren Stadien sind die Elemente des Dotters durchgehends scharf kontourirt, stärker protoplasmatische Stellen also nicht mehr vorhanden. Möglicherweise liegt also in der Fähigkeit der äußeren Furchungszellen, das im Dotter zerstreute Plasma aufzusammeln, ein Ersatz für das Fehlen des Keimhautblastems, dessen Plasma in anderen Fällen von den Furchungszellen resorbirt wird und so beim Aufbau des Blastoderms mithilft. Eine Rückwanderung von Blastodermzellen in den Dotter, wie sie für verschiedene Formen festgestellt worden ist, habe ich hier nicht beobachten können.

Bei Lasiocampa verlaufen die ersten Entwicklungsstadien in durchaus analoger Weise, doch ist diese Form für die Beobachtung dieser frühen Stadien weniger günstig, weil, wie schon oben erwähnt, der Unterschied zwischen dem mit Plasma gefüllten und dem Plasma nicht enthaltenden Dotter bei Weitem nicht so scharf hervortritt wie bei Ocneria.

Aus dem Gesagten und aus Fig. 1 ergiebt sich ohne Weiteres, dass schon in außerordentlich früher Zeit eine Scheidung der Furchungszellen in zwei Gruppen erfolgt: Die einen wandern nach außen und bilden das Blastoderm, die anderen bleiben im Dotter liegen und vertheilen sich unregelmäßig in demselben. Diese letzteren sind die Dotterzellen des Eies und stellen als solche, wie weiter unten genauer ausgeführt werden soll, das Entoderm dar, dessen Elemente unmittelbar nach ihrer Trennung von den übrigen Zellen schon zu degeneriren beginnen. Denn wir haben in dem Zerfall der Kernsubstanz (Fig. 2) zweifellos eine Degenerationserscheinung vor uns, die in ihrem weiteren Verlaufe die Auflösung der Kernmembran, eine starke Vermehrung der einzelnen Chromatinbrocken und eine Vertheilung derselben durch den ganzen Plasmakörper der Zelle zur Folge hat, so dass dieser dann auf Schnitten gar nicht mehr sichtbar ist.

Bildung des unteren Keimblattes und der Blutzellen.

Über den Verlauf der Formirung des Keimstreifs und die Bildung der Embryonalhäute während des zweiten Entwicklungstages habe ich keine Untersuchungen angestellt. Es herrschen indess in diesem Punkte auch wohl kaum größere Meinungsverschiedenheiten unter den einzelnen Autoren; vielmehr kommen dieselben dahin überein, dass sich ein durch zwei seitliche Furchen begrenzter Theil des Blastoderms an der Ventralseite des Eies ins Innere einsenkt und allmählich durch eine vordere, eine hintere und zwei seitliche Amnionfalten überwachsen wird, die schließlich in der Mittellinie verlöthen und so eine innere, dem Keimstreif an seiner äußeren, ventralen Seite anliegende Haut, das Amnion, abtrennen von der den ganzen Inhalt des Eies in sich einschließenden äußeren Embryonalhülle, der Serosa.

Betrachten wir zunächst einen eben fertig gebildeten Keimstreifen in einem zwei Tage alten Ei von Ocneria, von dem Fig. 3 einen Querschnitt durch das Vorderende wiedergiebt. Dass derselbe thatsächlich sich erst ganz kurze Zeit vor der Konservirung vollkommen aus dem Zusammenhang mit dem übrigen Blastoderm, das jetzt die Serosa darstellt, gelöst hat, das ergiebt sich daraus, dass das Amnion (*a*) der Serosa (*s*) noch dicht anliegt. Später rückt der Keimstreif mit dem Amnion weiter ins Innere und wird so immers, indem Dotter zwischen Amnion und Serosa eindringt. Während der Bildung des Keimstreifs und der Embryonalhäute hat sich eine Differenzirung der ursprünglich gleichmäßig ungefähr kubischen Blastodermzellen vollzogen: Die Zellen des Keimstreifs haben sich erhöht und erscheinen nun cylindrisch, die Zellen der Embryonalhäute dagegen haben sich so stark abgeflacht, dass ihr Querschnitt fast nur noch linienförmig ist und nur an den Stellen, an denen die großen, linsenförmigen Kerne liegen, Verdickungen zeigt. Das Amnion liegt dem Keimstreif noch sehr dicht an, der Zwischenraum zwischen beiden, die Amnionhöhle (*ah*), ist in Folge dessen noch sehr eng, während sie sich in späteren Stadien bedeutend erweitert.

Der Keimstreif selbst ist noch in allen seinen Theilen streng einschichtig; die Zellwände verlaufen sämmtlich annähernd senkrecht zur Oberfläche desselben. Die Länge des Keimstreifs beträgt 0,8 mm, die Breite vorn 0,35 mm, hinten 0,2 mm. Seine Gestalt ist also noch scheibenförmig. Auf dem gezeichneten Querschnitt sind gegen 40 Zellen getroffen; weiter hinten ist die Zahl natürlich entsprechend der geringeren Breite am Hinterende geringer. Am Keimstreif und an der Serosa entlang zieht sich auch jetzt noch eine feinkörnige Dotterschicht, während weiter innen die Dotterkugeln die oben angegebenen Größenverhältnisse haben[1]. Im Dotter sieht man an einigen Stellen (Fig. 3 *sy*, in Fig. 4 stärker vergrößert) eigenthümliche Bildungen, die wohl den von LÉCAILLON (98) bei Lina beobachteten Dottersyncytien entsprechen: in einer sternförmigen Plasmamasse, deren Strahlen zwischen je zwei Dotterkugeln eindringen, liegen mehrere kugelförmige Kerne (in dem in Fig. 4 dargestellten Falle deren fünf), die offenbar durch amitotische Theilung des Kernes einer ursprünglich einkernigen Dotterzelle entstanden sind. Da sich solche Syncytien in späteren Stadien nicht mehr finden, so liegt die Vermuthung nahe, dass einige Zeit nach dem Kernzerfall auch der Plasmakörper der Zelle sich in eben so viele Theile theilt, worauf sich die während der Theilung zusammengeballten Chromosomen wieder gleichmäßig im Plasma der Tochterzellen vertheilen.

---

[1] Um diese Differenz zu zeigen, habe ich in Fig. 4 die Dotterkugeln einzeln eingezeichnet; in den späteren Figuren ist der Dotter der Einfachheit halber nur durch homogene Gelbfärbung angegeben, was aber nicht so aufzufassen ist, als ob der Dotter wirklich homogen wäre; es sind dann nur größere und kleinere Kugeln regellos vertheilt. Auch die Gelbfärbung selbst ist nur schematisch, thatsächlich erscheint der Dotter auf Schnitten etwas von der zum Nachfärben gebrauchten Farbe gefärbt, bei Nachfärbung mit Boraxkarmin allein fast farblos.

In einem um einen Tag älteren Stadium hat der Keimstreifen an Länge und besonders an Breite bedeutend zugenommen; seine Länge beträgt jetzt 0,9 mm, seine Breite vorn 0,55 mm, hinten 0,3 mm; ein Querschnitt (Fig. 5) trifft ungefähr die doppelte Anzahl von Zellen wie vorher. Diese stehen nicht mehr genau in einer Schicht, vielmehr sind an vielen Punkten einzelne Zellen von der Oberfläche abgedrängt und haben keilförmige Gestalt angenommen. Die Zwischenwände der Zellen stehen in Folge dessen jetzt theilweise schief zur Oberfläche des Keimstreifs. Immerhin ist die Einschichtigkeit an vielen anderen Punkten noch gewahrt. Das Amnion ist in Folge der Flächenvergrößerung des Keimstreifs aus einander gezogen worden; die Zahl seiner Kerne scheint sich nicht vermehrt zu haben; dieselben liegen jetzt weiter zerstreut, und der Plasmakörper der Amnionzellen ist noch flacher geworden als vorher. Der Keimstreif mit dem Amnion ist inzwischen in den Dotter eingesunken; die feinkörnige äußere Dotterschicht ist verschwunden, eben so die vielkernigen sternförmigen Dotterzellen; vielmehr haben die letzteren (*dz*) jetzt sämmtlich ihr typisches Aussehen angenommen.

Die Bildung des inneren Blattes, des Mesoderms, vollzieht sich bei Ocneria im Laufe des vierten und fünften Entwicklungstages durch deutliche Einsenkung des mittleren Theiles des Keimstreifs zu einem in der Mediane verlaufenden Rohre. Die Figg. 6, 7 und 8 veranschaulichen den Vorgang. Sie sind von verschiedenen Querschnitten derselben Serie genommen, Fig. 6 vom Vorderende, Fig. 7 aus der Mitte, Fig. 8 vom Hinterende des Keimstreifs. Die Figuren können aber auch in der umgekehrten Reihenfolge als Darstellungen von drei Stadien der Mesodermbildung an derselben Stelle des Keimstreifs aufgefasst werden, abgesehen von der verschiedenen Breite des Keimstreifs in seinen verschiedenen Theilen, die gerade bei der Vergleichung dieser drei Figuren sehr deutlich hervortritt. Die Einsenkung des Rohres erfolgt zuerst am Hinterende des Embryos und setzt sich allmählich weiter nach vorn fort. Zuerst zeigt dasselbe ein deutliches Lumen (Fig. 6), aber schon in diesem Stadium haben die Zellen die Tendenz sich seitlich auszubreiten; bald darauf verlöthen die Wände des Einstülpungsrohres mit einander, indem das Lumen desselben mit Zellen ausgefüllt wird (Fig. 7); es ist jedoch noch keine Grenze zwischen den Zellen des äußeren und des inneren Blattes vorhanden, vielmehr gehen die Zellen des einen ganz allmählich in die des anderen über. Die Mesodermmasse hat sich ein wenig mehr abgeflacht und seitlich ausgedehnt. Wieder etwas später endlich (Fig. 8) ist die Mesodermschicht noch flacher geworden, hat sich aber über einen großen Theil der Breite des Ektoderms nach den Seiten hinweggeschoben und ist von diesem hier durch eine scharfe Grenze getrennt; nur in der Mediane, wo die Einstülpung stattgefunden hatte, ist noch ein allmählicher Übergang der Zellen der beiden Keimblätter in einander wahrzunehmen[1]. Schließlich bildet sich auch hier eine scharfe Grenze zwischen dem oberen und dem unteren Blatte. Das Hinterende des Embryos hat dieses Stadium zu einer Zeit schon erreicht, in der das Vorderende noch ein deutliches Einstülpungsrohr zeigt. Der Process schreitet, wie schon erwähnt, von hinten nach vorn fort, aber nicht gleichmäßig; es bleibt vielmehr die Segmentmitte stets beträchtlich gegen die Segmentgrenzen zurück, so dass in diesen das Einstülpungsrohr schon verstrichen ist, während es in der Mitte der Segmente sich noch nach außen öffnet. Überhaupt scheint an den Segmentgrenzen die Einsenkung von vorn herein schwächer zu sein; sicher wird hier nur wenig Mesoderm gebildet, und dasselbe zieht sich sehr bald nach den Seiten zurück, eine Erscheinung, die später auch in der Segmentmitte stattfindet, so dass schließlich die ganze Medianlinie von Mesoderm entblößt ist.

Die Einschichtigkeit des Keimstreifs ist in dem abgebildeten Stadium vollständig verloren gegangen; die Zellgrenzen weichen im Ektoderm oft bedeutend von der zur Oberfläche des Embryos senkrechten Lage ab, sind aber hier überhaupt meist nur schlecht zu erkennen; besser gelingt das im Mesoderm, und hier laufen dieselben in den mehrschichtigen Theilen regellos bald in einer, bald in einer anderen Richtung. Die Länge des Embryos beträgt jetzt ca. 1,05 mm, seine Breite vorn 0,35 mm, hinten 0,25 mm. Die Länge steht also jetzt zur Breite in einem solchen Verhältnis, dass erst jetzt der Name Keimstreif wirklich berechtigt erscheint, während man in früheren Stadien, wo der Embryo noch eine schildförmige Gestalt hat, wohl besser von einer Keimplatte oder Keimscheibe redet. — Der Dotter lässt in diesem Stadium andeutungsweise die sogenannte sekundäre Dotterfurchung erkennen, d. h. einen Zerfall in größere Haufen von Dotterkügelchen; aber die Erscheinung ist hier nur wenig deutlich ausgebildet, und ich habe eine gesetzmäßige Lagerung der Dotterzellen in den einzelnen Furchungshaufen nicht beobachten können, wie das z. B. bei Pieris in diesem Stadium sehr deutlich ausgeprägt ist, wo im Centrum eines jeden der scharf getrennten Ballen von Dotterkugeln ein annähernd rundlicher Dotterkern liegt. Später verlieren die Dotterkerne auch hier ihre Kugelform und gestalten sich unregelmäßig.

---

[1] Hier und in allen folgenden Figuren ist das untere Blatt dunkler, das obere heller angegeben, was aber wieder bloß als schematisches Unterscheidungsmittel aufzufassen ist, nicht so, als ob thatsächlich das untere Blatt immer stärker gefärbt wäre als das obere.

Mit dem eben beschriebenen Stadium schließen meine genaueren Untersuchungen an Ocneria ab. Ich gehe nun zu den Verhältnissen bei Lasiocampa fasciatella var. excellens über, an der ich die Hauptfrage meiner Arbeit, die Entwicklung des Darmes, untersucht habe. Lasiocampa verdient bei genauer Untersuchung der Entwicklung eines bestimmten Organsystems vor Ocneria desswegen den Vorzug als Untersuchungsmaterial, weil die Lasiocampa-Eier zu ihrer Entwicklung drei bis vier Monate gebrauchen, sich also alle Veränderungen viel allmählicher vollziehen, als bei den Ocneria-Eiern, die, obwohl sie ebenfalls überwintern, doch bereits nach kaum drei Wochen die fertige Raupe in sich enthalten.

Betrachten wir zunächst wie bei Ocneria die Vorgänge, die sich an dem eben fertig gebildeten Keimstreifen aus einem fünf Tage alten Ei vollziehen. Fig. 9 stellt bei schwacher Vergrößerung einen Querschnitt durch die vordere Partie eines solchen dar, der aber bereits in den Dotter versenkt ist. Die Seitenränder sind nach innen, d. h. dorsalwärts umgeschlagen; die Länge beträgt 0,80 mm, die Breite vorn 0,75 mm, hinten 0,50 mm. Die Zellen liegen zum größten Theile in einer Schicht, doch sind auch schon viele von der Oberfläche abgedrängt und in Folge dessen keilförmig, gegenüber der cylindrischen Gestalt der übrigen. Die schwach vergrößerte Fig. 9 macht freilich nicht den Eindruck einer einzigen Zellschicht; das rührt aber daher, dass die Kerne nicht, wie bei Ocneria in diesem Stadium, ungefähr in einer Ebene liegen, sondern bald weiter nach außen, bald weiter nach innen gerückt sind. Nur in so fern sind die Kerne regelmäßig angeordnet, als sie das innerste Drittel der Zellräume frei lassen. Nach innen trägt nämlich fast jede Zelle eine große Vacuole, die offenbar in Beziehung zu der Resorption des Nahrungsdotters durch den Keimstreifen zu setzen ist. Wenn an einzelnen Stellen auch ganz dicht an der Innenfläche des Keimstreifs Kerne liegen, dann handelt es sich hier um besondere Verhältnisse, die weiter unten besprochen werden sollen. In der Mitte zeigt der Keimstreif eine hier noch ganz seichte, längsverlaufende Einsenkung (Fig. 9 *r*). Das Amnion liegt dem Embryo dicht an, eine Amnionhöhle ist also noch kaum vorhanden. Die Amnionzellen und eben so die der Serosa haben sich bereits vollkommen abgeflacht und zeigen den gleichen linienförmigen Querschnitt wie bei Ocneria. Der Durchmesser der linsenförmigen Kerne beträgt ca. 15 μ. Im Dotter sind größere und kleinere Dotterkugeln regellos vertheilt. doch liegen die von der Wölbung des Keimstreifs eingeschlossenen Dotterkugeln etwas dichter als die äußeren, und unter den letzteren erreichen einzelne einen Durchmesser von 12 μ, während der Durchmesser der inneren höchstens 10 μ beträgt. Auch liegen in diesem inneren Theile des Dotters mehr Dotterzellen. Diese haben, was ihren inneren Bau anbetrifft, bereits ihr typisches Aussehen gewonnen, sie erscheinen nur als ein Haufwerk von Chromatinbröckchen, wie es Fig. 10 in 1120facher Vergrößerung wiedergiebt. Die Gestalt der Dotterzellen ist indess hier noch nicht ganz unregelmäßig, wie später, sondern noch annähernd kugelförmig; ihr Durchmesser beträgt durchschnittlich ca. 20 μ, doch ist ihre Größe ziemlich variabel. Sie vermehren sich durch einfachen Zerfall.

Ein um einige Stunden älteres Stadium unterscheidet sich von dem eben beschriebenen nur durch seine etwas bedeutendere Größe: die Länge ist jetzt 0,85 mm, die Breite vorn 1,1 mm, hinten 0,65 mm. Die Breite hat also viel stärker zugenommen als die Länge und übertrifft diese jetzt erheblich. Außerdem aber hat sich die vorher ganz seichte mediane Längseinsenkung inzwischen zu einer deutlichen Rinne (Fig. 11 *r*) vertieft. Das Amnion ist dieser Vertiefung nicht gefolgt, sondern spannt sich jetzt membranartig über die Rinne hinweg von der einen Seite des Keimstreifs zur anderen. Bei einem ungefähr gleichaltrigen Embryo (Fig. 12), dessen Entwicklung aber schon etwas weiter fortgeschritten ist, haben sich die erwähnten Veränderungen stärker ausgeprägt; die Größe hat weiter zugenommen (Länge 0,95 mm, Breite vorn 1,25 mm, hinten 0,80 mm); die Zellen haben außerdem die Anordnung in eine Schicht jetzt fast überall verlassen, und der Keimstreif hat in Folge dessen auch an Dicke ein wenig zugenommen; dieselbe beträgt jetzt durchschnittlich 50 μ, gegen 40 μ im vorhergehenden Stadium. Die mediane Längsrinne (Fig. 12 *r*) hat sich wiederum ganz bedeutend vertieft, und die dieselbe begrenzenden Zellen sind fast alle in karyokinetischer Theilung begriffen, haben also die Tendenz sich sehr lebhaft zu vermehren. Am Boden der Rinne liegen die Zellen noch in einer Schicht, was sich ohne Weiteres aus der starken Ausdehnung dieser Region bei der Vertiefung der Rinne erklärt. Karyokinetische Figuren zeigen sich übrigens reichlich in allen Partien des Keimstreifs vertheilt, da ja überall starkes Wachsthum vorliegt. — Auch hier ist eine sekundäre Dotterfurchung vorhanden, aber eben so wenig deutlich wie bei Ocneria.

Wie schon oben bei der Beschreibung des ersten Stadiums — und dasselbe gilt für die beiden folgenden — erwähnt wurde, lassen die Zellkerne im Allgemeinen die Innenfläche des Keimstreifs frei. Die Kerne, die man trotzdem von Strecke zu Strecke innen liegen findet, gehören solchen Zellen an, die aus dem Zellverbande des Keimstreifs in den Dotter auswandern. Fig. 13 stellt einen kleinen Theil des in Fig. 11 abgebildeten Querschnittes bei stärkerer Vergrößerung dar. Man erkennt deutlich die annähernd einschichtige Lagerung der Zellen, deren jede an der Innenseite eine große Vacuole (*v*) trägt; manche haben außerdem noch einzelne kleinere Vacuolen. An mehreren Kernen sind karyokinetische Figuren erkennbar. In der Mitte der abgebildeten Schnittpartie liegt nun eine etwa birnförmig gestaltete Zelle am Innenrande des Keimstreifs, und zwar so, dass der verjüngte Theil der Zelle noch zwischen die normalen cylindrischen Zellen eingekeilt ist, der größere bauchige Theil mit dem Kern aber frei über die Oberfläche des Keimstreifs in den Dotter hervorragt (Fig. 13 p_1). Das Volumen dieser Zelle ist beträchtlich kleiner als das der normalen Keimstreifzellen, wesentlich wohl desshalb, weil die große Vacuole verschwunden ist und statt ihrer nur eine Anzahl kleiner rings um den Kern herum angeordnet sind. Dieser selbst zeigt hier noch ein normales Aussehen; doch ist er in anderen Fällen bei ganz eben so gelagerten und gestalteten Zellen bereits in mehrere unzusammenhängende unregelmäßig gestaltete Chromatinbrocken zerfallen. Außerdem liegen Zellen mit mehr oder weniger deutlichem Plasmakörper, in den solche Chromatinstückchen in wechselnder Zahl eingelagert sind, in diesen Stadien in reichlicher Menge nahe an der Innenseite des Keimstreifs im Dotter (Fig. 13 p_2). Es handelt sich hier also ohne Zweifel um eine Einwanderung von Zellen aus dem Keimstreif in den Dotter und gleichzeitig oder etwas später erfolgende Degeneration dieser Zellen. HEYMONS (95) hat denselben Vorgang bei Forficula und verschiedenen Orthopteren beschrieben und die Zellen als Paracyten bezeichnet; auch GIARDINA (98) hat dieselben bei Mantis beobachtet. Ich schließe mich der Ansicht von HEYMONS vollkommen an, dass diese Zellen mit den »sekundären (kleinen) Dotterzellen« CHOLODKOWSKY's (91), die nach HEYMONS' und meinen Untersuchungen nichts Anderes darstellen als die Blutzellen, und deren Einwanderung etwas später erfolgt, durchaus nicht identificirt werden dürfen. Eben so wenig kann ich die Behauptung als richtig gelten lassen, die LÉCAILLON gegenüber HEYMONS aufgestellt hat. LÉCAILLON (98) behauptet nämlich, dass es sich hier nicht um Zellen handelte, die zur sofortigen Degeneration bestimmt seien, sondern um eine Vermehrung der Dotterzellen durch diese aus dem Keimstreif auswandernden Zellen. Dass thatsächlich keine Umwandlung der Paracyten in Dotterzellen stattfindet, das geht mit Sicherheit daraus hervor, dass der Plasmakörper derselben allmählich immer mehr der Auflösung anheimfällt, dabei aber nicht wie bei den Dotterzellen eine Vermehrung des Chromatins eintritt, sondern die einzelnen Chromatinbröckchen einfach aus einander fallen und sich zwischen den Dotterkugeln zerstreuen. Man sieht solche einzelne Chromatinstückchen zahlreich im Dotter liegen; in einem nur wenig späteren Stadium sind sie aber schon spurlos verschwunden. Die Paracyten degeneriren also vollkommen und ausnahmslos.

Noch eine interessante Erscheinung ist in diesem Stadium wahrzunehmen, nämlich die direkte Kerntheilung in den Zellen der Serosa, die schon von mehreren Autoren beschrieben worden ist. Fig. 14 zeigt einen Tangentialschnitt durch den einen Pol desselben Eies, das den Embryo Fig. 12 enthielt. Die oberste Kuppe ist abgeschnitten und desshalb ist die Mitte des abgebildeten Schnittes von Dotter erfüllt. Wir sehen fast in allen vom Schnitte getroffenen Zellen zwei Kerne liegen, in einigen einen in der Mitte sich spaltenden Kern (Fig. 14 *am*). Die amitotische Theilung erzeugt also hier an den Kernen nicht die bekannte biskuitförmige Figur, sondern der linsenförmige Kern zerfällt einfach in zwei Halblinsen, die sich allmählich wieder zur ursprünglichen Gestalt abrunden. Die Zellen theilen sich später ebenfalls, denn in späteren Stadien besitzt jede Serosazelle nur einen Kern. Dass die Theilkerne in der Figur so verschieden groß erscheinen, liegt lediglich daran, dass sie in verschiedener Höhe geschnitten sind; ein Totalpräparat von einem Stückchen abgenommener Serosa zeigt, dass sämmtliche Theilkerne genau die gleiche Größe haben.

Gehen wir nun wieder zur Betrachtung der Bildung des inneren Blattes über, so zeigen uns Stadien, die einige Tage älter sind als das in Fig. 12 dargestellte, dass in dem größeren vorderen Theile des Keimstreifs am Boden der schon vorhin besprochenen Rinne sich die Zellen aus dem epithelartigen Verbande der Rinnenwand lösen und sich ihr massenhaft außen, d. h. nach der Innenseite des Eies hin, anlagern. Eine Grenze zwischen den so gebildeten Mesodermzellen und den Wandzellen der Rinne ist vorläufig durchaus noch nicht vorhanden; am Boden der Rinne ist in vielen Fällen indirekte Kerntheilung zu beobachten, hier findet also eine starke Zellwucherung statt. Allmählich schieben sich die so entstandenen Mesodermmassen mehr nach den Seiten hin und sind hier natürlich sofort scharf von dem äußeren Keimblatte getrennt. Die Figg. 15 und 16 zeigen diese Verhältnisse. Die Schnitte sind in etwas verschiedener Höhe geführt, der in Fig. 15 dargestellte etwas weiter vorn, an einer Stelle, an der sich der Kopf des Embryos bereits dorsal geschlossen hat, ein Vorgang, der ganz vorn also sehr früh erfolgt. In dieser dorsalen Kopfkappe, an der die Ansatzstelle des Amnions in der Figur deutlich hervortritt, liegt an der Ventralseite jederseits ebenfalls eine Mesodermschicht, hier aber scharf von dem darüberliegenden Ektoderm abgegrenzt. Diese Mesodermstreifen stehen in der vorderen Wölbung des Kopfes mit dem ventralen Mesoderm in Verbindung, sie stellen nur Ausläufer des letzteren dar, die bei dem dorsal- und etwas rückwärts gerichteten Wachsthum des vorderen Ektoderms bei der Bildung der Kopfkappe mitgewachsen sind. Fig. 16 stellt einen ein wenig weiter hinten liegenden Querschnitt durch einen anderen etwa gleichalterigen Keimstreif dar. Die Kopfkappe reicht nicht bis zu dieser Region, also erscheint der Keimstreif dorsal offen. Wir bemerken auch hier die mediane Ektodermrinne, deren Tiefe aber an dieser Stelle schon bedeutend reducirt ist, und den allmählichen Übergang der Zellen des äußeren in die des inneren Blattes am Boden der Rinne.

Bei dem starken Längenwachsthum, welches der Embryo in der Zeit zwischen dem zuletzt und dem vorher beschriebenen Stadium erfahren hat, ist die bekannte Einkrümmung mit der Bauchfläche nach außen erfolgt. Die mediane Rinne ist nach hinten ebenfalls länger geworden, erreicht aber nicht ganz das Ende des Keimstreifs. In dem letzten Sechstel desselben etwa tritt vielmehr die Mesodermbildung nach einem anderen Typus ein, den man als seitliche Überschiebung bezeichnet hat. Der mittlere Theil des Keimstreifs löst sich nämlich in zwei Längslinien von den Seitentheilen ab und senkt sich etwas tiefer in den Dotter ein, während sich die Seitenflächen ventral allmählich über den Mitteltheil hinüber schieben und sich schließlich in der Mediane wieder vereinigen. Fig. 19 zeigt ein Stadium, in dem die Mittelplatte zwar schon seitlich vom Ektoderm überwachsen ist, aber um die Mediane noch mit einer ziemlich breiten Oberfläche frei liegt; in Fig. 20 dagegen, die einen Querschnitt durch einen anderen Keimstreif etwas weiter hinten darstellt, berührt das keilförmig gestaltete Mesoderm die Oberfläche nur noch mit einer einzigen Zelle. Fig. 21 endlich stellt dieselben Verhältnisse auf einem annähernd in der Mediane geführten Längsschnitte durch das Hinterende eines Embryos dar. Wir sehen, dass das Mesoderm in der Mediane noch in ziemlich großer Ausdehnung frei liegt, dass aber am hintersten Ende die Überschiebung bereits bis zur medianen Verwachsung der Seitenplatten gediehen ist. Weiter vorn ist die Mesodermbildung durch Einsenkung einer Rinne schon beendet, an den Segmentgrenzen hat das Mesoderm die Mediane bereits verlassen.

Abgesehen von diesem späteren Abschlusse der Mesodermbildung am Hinterende erfolgt dieselbe auch hier, wie bei Ocneria, von hinten nach vorn fortschreitend, und auch hier verstreicht die Ektodermrinne an den Segmentgrenzen schneller als in der Mitte der Segmente, und an den Grenzen wird nur wenig Mesoderm gebildet, das sich hier sehr bald von der Mediane zurückzieht und nur jederseits einen dünnen lateralen Streifen bildet. Diese Streifen verbinden die weit stärkeren lateralen Mesodermmassen, die in der Mitte des Längsverlaufes der Segmente liegen. Etwas später als an den Segmentgrenzen weicht auch in der Mitte der Segmente das Mesoderm von der Mediane zurück; die Gesammtmasse desselben ist also dann in zwei seitlichen Längssträngen mit segmentalen Verdickungen angeordnet. In diesen Verdickungen bildet sich allmählich ein mittlerer Hohlraum, um den die Zellen auf Querschnitten in einem Dreieck gelagert sind. Diese Hohlräume sind die Cölomsäckchen, die einige Zeit erhalten bleiben, später aber, wenn ihre Wände zur Bildung der verschiedenen mesodermalen Organe verbraucht werden, sich mit dem großen ventralen, zwischen Darm und Nervensystem liegenden Blutsinus, dem Epineuralsinus, vereinigen.

Gehen wir nun noch einmal zu dem Stadium der Mesodermbildung zurück. Dieselbe erreicht also am Vorderende des Keimstreifs am spätesten ihren Abschluss und ist außerdem hier von einer Intensität, wie an keiner anderen Stelle. Hier zeigt sich nun eine sehr auffällige Erscheinung. Während am Boden der Ektodermrinne noch fortwährend neues Mesoderm gebildet wird, löst sich an dem

First der hier zu einem mächtigen keilförmigen Haufen angewachsenen Mesodermmasse der Zusammenhang der Zellen und eine Menge von einzelnen Zellen oder kleinen Zellgruppen, die aber auch bald aus einander fallen, wandern in den Dotter aus. Fig. 15 zeigt bei *bl* dies Verhalten sehr deutlich; auch auf Fig. 16 ist es zu erkennen; eben so stellt der Sagittalschnitt in Fig. 17 diese Erscheinung dar. Derselbe ist nicht ganz median geführt und zeigt desshalb eine scharfe Grenze zwischen dem oberen und dem unteren Keimblatte, die aber in der Mediane hier natürlich eben so wenig vorhanden ist, wie sonst. Die auswandernden Zellen zerstreuen sich nun im Dotter, gehen aber nicht über den vom Keimstreifen überwölbten Theil desselben hinaus. Am zahlreichsten finden sie sich später in der Nähe der Körperwand des Embryos. Bei und nach der Auswanderung vergrößern sich die Zellen etwas und runden sich zu annähernd kugelförmiger Gestalt ab, zuerst oft noch mit einem oder mehreren langen, pseudopodienartigen Fortsätzen, die aber bald verschwinden. Der Körper der Zellen scheint bei der Vergrößerung nicht an Masse zuzunehmen, sondern es bilden sich in demselben zahlreiche oft sehr große Vacuolen, die den Zellen bei schwacher Vergrößerung eine ganz helle Farbe und ein netzartiges Aussehen verleihen, bei sehr starker Vergrößerung dagegen einen ähnlichen Eindruck machen, wie ein Haufen an einander hängender Seifenblasen, nur dass die Zwischenwände relativ viel dicker und die einzelnen Bläschen nicht so stark abgeplattet sind, sondern immer noch die Kugelform erkennen lassen. Fig. 18 stellt eine solche Zelle in 1120facher Vergrößerung dar; der Kern ist fast immer excentrisch, zuweilen einer Vacuole dicht angelagert. Der Durchmesser der Zellen beträgt 12—16 μ.

Was die Funktion dieser Zellen anbetrifft, so stellen sie, wie bereits Heymons (95) für Orthopteren und Forficula und Lécaillon (98) für verschiedene Chrysomeliden konstatirt haben, die Blutzellen dar. Bewiesen ist das dadurch, dass man diese Zellen von hier an durch alle Stadien hindurch verfolgen kann und sie schließlich massenhaft im Herzen und in den übrigen Blutbahnen liegen findet. Diese Bestimmung der Zellen schließt durchaus nicht aus, dass sich dieselben auch an der Auflösung des Dotters betheiligen; das ist sogar sehr wahrscheinlich, da sie durchaus das Aussehen haben, was resorbirenden Zellen im Allgemeinen zukommt. Man kann daher die Bezeichnung »sekundäre Dotterzellen«, die Cholodkowsky (91) diesen Zellen gegeben hat, wohl als richtig gelten lassen, aber dieser zweite Name für dieselbe Sache hat keinen rechten Zweck.

Während nun HEYMONS und LÉCAILLON bei den von ihnen untersuchten Formen eine Einwanderung von Blutzellen in den Dotter von der ganzen Medianlinie des Keimstreifs aus beobachtet haben, weise ich hier noch einmal ausdrücklich darauf hin, dass bei Lasiocampa diese Einwanderung beschränkt ist auf diejenige Stelle des Embryos, an der sich die Ektodermrinne vorn zuletzt schließt, d. h. auf einen sehr geringen Theil der ganzen Länge des Keimstreifs. Zwar bilden sich auch an weiter hinten liegenden Theilen segmentale Mesodermanhäufungen (vgl. Fig. 21), aber dieselben erreichen niemals die Mächtigkeit wie die vordere Mesodermmasse, und zeigen niemals eine Lockerung ihrer Zellen. Auch finden sich vor der Bildung der vorderen Mesodermanhäufung niemals Blutzellen im Dotter, und kurz nach ihrer Bildung liegen dieselben nur in unmittelbarer Nähe der Mesodermmasse, während sie sich später immer weiter nach hinten verbreiten. Auch in der Gestalt der Blutzellen zeigen sich bei den verschiedenen Formen beträchtliche Unterschiede; nach LÉCAILLON sind sie bei den Chrysomeliden zwar auch kugelförmig, aber er sagt ausdrücklich: »Le noyau, lui même sphérique, est au centre du protoplasma.« Bei den von HEYMONS untersuchten Formen haben dagegen die Blutzellen eine amöboide Gestalt und sind auch amöboid beweglich. Bei den von den genannten Autoren beschriebenen Formen erfolgt die Blutzellenbildung auch etwas später, nämlich erst nach dem Abschlusse der Mesodermbildung.

Ob thatsächlich, wie SCHÄFFER (89), allerdings für entwickelte Raupen, angiebt, eine nachträgliche Vermehrung der Blutzellen durch Zellen, die aus dem mesodermalen Fettkörpergewebe auswandern, stattfindet, das vermag ich leider nicht zu entscheiden. Darin hat der genannte Autor jedenfalls recht, dass die Zellen des Fettkörpers nach ihrer Differenzirung von dem übrigen Mesoderm wegen ihres ebenfalls von großen Vacuolen erfüllten Plasmas mit den Blutzellen die allergrößte Ähnlichkeit haben, und da überdies das Fettkörpergewebe gegen die definitive Leibeshöhle ziemlich unregelmäßig begrenzt ist, habe ich mir kein Urtheil darüber bilden können, ob eine Auswanderung erfolgt oder nicht.

Wenn einzelne ältere Autoren, wie TICHOMIROFF (79) und WOODWORTH (89), behauptet haben, die Dotterzellen betheiligten sich an dem Aufbau des Mesoderms, dann rührt diese Auffassung, wie mir scheint, von einer falschen Deutung der Auswanderung der Blutzellen her, als ob nicht diese aus dem Mesoderm in den Dotter auswanderten, sondern sich im Gegentheil Dotterzellen an das Mesoderm anlegten.

Ungefähr gleichzeitig mit dem vollkommenen Schlusse der Ektodermrinne ist auch die Auswanderung der Blutzellen beendigt; die vordere Mesodermanhäufung hat sich verloren, so dass das Mesoderm hier jetzt keine stärkere Lage bildet als irgendwo anders. Die Länge des Keimstreifs hat in diesem Stadium ganz bedeutend zugenommen, sie beträgt jetzt 3 mm; auch die Dicke hat sich erheblich vergrößert; für dieselbe lässt sich aber jetzt keine bestimmte Zahl mehr angeben, da sie ganz verschieden ist, je nach der größeren oder geringeren Höhe oder dem gänzlichen Fehlen des Mesoderms an den verschiedenen Stellen. Beide Dimensionen haben aber auf Kosten der dritten zugenommen: Die Breite hat sich vorn auf 0,45, hinten auf 0,15 mm vermindert. Die Zellen sind jetzt in beiden Keimblättern ziemlich unregelmäßig gelagert. Die Amnionhöhle hat sich stark erweitert, die Kerne des Amnions liegen in Folge dessen noch weniger dicht als früher; an den Stellen, wo die Zellen um die Kerne herum verdickt sind, tragen sie oft hakenartige Fortsätze, die in den äußeren Dotter hervorragen (Fig. 15 *azf*, und in vielen der folgenden Figuren). Die Segmentirung ist schon einigermaßen zu erkennen, wenn auch noch nicht so deutlich, dass man die Segmente abzählen könnte. Auch die Extremitätenanlagen sind theilweise schon durch seichte Hervorstülpungen jederseits an der Ventralseite der Segmente angedeutet. Die Dotterzellen haben jetzt eine vollkommen unregelmäßige Gestalt und Größe angenommen; die Länge der größten habe ich zu 23 μ gemessen. Aus dem Mesoderm wandern hier und da einzelne Zellen aus, die eine Auflösung des Plasmakörpers und einen Zerfall der Kernsubstanz zeigen; wir haben es hier wiederum mit Paracyten zu thun, die im Dotter zu Grunde gehen. Dieselben sind aber jetzt bei Weitem nicht so zahlreich wie bei der Auswanderung aus dem noch einschichtigen Keimstreif. Immerhin ist hiermit die Angabe von HEYMONS (95) durchaus bestätigt, dass die Paracyten nicht an ein bestimmtes Keimblatt gebunden sind.

Die Bildung des Darmes.

a) Vorderdarm und vordere Mitteldarmanlage.

Bald nachdem die vordere Mesodermanhäufung sich abgeflacht hat, entsteht am vorderen, dorsalwärts umgeschlagenen Ende des Keimstreifs, noch vor der Stelle, die vordem die Mesodermanhäufung eingenommen hatte, eine seichte Vertiefung in der Mediane. Fig. 22 zeigt dieselbe im Längsschnitte bei *st*. Wir sehen, dass die höchste Kuppe der Vorwölbung vom Mesoderm entblößt ist und frei dem Dotter anliegt. In dieser vorläufig noch ganz seichten Einstülpung haben wir die erste Anlage des Vorderdarmes oder Stomodäums zu erblicken. In diesem Stadium beginnt auch, besonders am Hinterende des Keimstreifs deutlich wahrnehmbar, die Bildung der Cölomsäckchen durch Auseinanderweichen des mehr dorsalen und mehr ventralen Theiles der Mesodermmasse jederseits in der Mitte der Segmente. Das Stomodäum nimmt an Größe sehr bald zu; das folgende, in Fig. 23 abgebildete Stadium zeigt, dass sich die Einstülpung bedeutend vertieft hat; sie hat das Mesoderm weit aus einander gedrängt und ist jetzt am Grunde nicht mehr einfach kuppelförmig gewölbt, sondern besitzt eine mehr oder weniger gerade abgeschnittene Endfläche. Die Zellen der Wand sind in lebhafter Theilung begriffen; die innersten Zellen, d. h. diejenigen, die am Boden der Einstülpung liegen, zeigen auf vielen Schnitten die Tendenz seitlich gerichtete Fortsätze (Fig. 23 *zf*) zu bilden. Diejenige Mesodermpartie, die dem Stomodäum an der hinteren Seite anliegt, hat inzwischen eine eigenthümliche Umwandlung erlitten; die Zellen haben sich etwas vergrößert, ihr Plasma ist heller geworden und erscheint äußerst feinkörnig und von vielen sehr kleinen Vacuolen durchsetzt. Diese Bildung wird als der Subösophagealkörper (Fig. 23 *su*) bezeichnet und dient nach der Angabe von HEYMONS (95) wahrscheinlich der exkretorischen Funktion. Er liegt während dieser und der nächsten Stadien der Basis des Stomodäums dicht an; diese erscheint also auf Querschnitten von einem Mesodermring umschlossen, der an der hinteren, später ventralen Seite von den Zellen des Subösophagealkörpers unterbrochen ist. An Länge vergrößert sich der Keimstreif in dieser Periode nicht wesentlich, doch nimmt die Masse desselben bedeutend zu. Die Cölomsäckchen sind jetzt überall gut entwickelt; die Extremitäten haben sich vergrößert, und es ist Mesoderm von den Cölomsäckchen aus in ihre Höhlung eingedrungen. Im Dotter sind Dotterzellen und Blutkörperchen unregelmäßig vertheilt, nur liegen die letzteren nahe an der Innenfläche des Keimstreifs in etwas größerer Zahl als weiter davon entfernt. Hier und da finden sich in dem Theile des Dotters, der vom Keimstreif überwölbt wird, Stellen, an denen die Dotterkugeln in Folge der Thätigkeit der im Dotter enthaltenen zelligen Elemente aufgelöst und zu einer Flüssigkeit verändert worden sind, die im geronnenen Zustande als eine sehr fein granulirte Masse erscheint. Wir haben es hier offenbar mit den ersten Spuren von Blutflüssigkeit zu thun, die in den späteren Stadien die ganze definitive Körperhöhle erfüllt.

Ein Medianschnitt durch das Vorderende eines um einige Tage älteren Stadiums hat das Aussehen von Fig. 24. Das Stomodäum hat sich wieder erheblich vertieft, in der Mitte seines Längsverlaufes verengt sich das Lumen desselben, um sich aber am Boden wieder etwas zu erweitern. Die Endfläche zeigt auch jetzt an ihrem Außenrande noch die eigenthümlichen Zellfortsätze (Fig. 24 *zf*) wie in dem vorhergehenden Stadium; ich habe dieselben, als ich sie zuerst beobachtete, in Beziehung zu der Anlage des Mitteldarmes gesetzt; ein solcher Zusammenhang besteht aber, wie ich später gefunden habe, nicht, vielmehr glaube ich, dass die Entstehung dieser Zellfortsätze darauf zurückzuführen ist, dass die in den Dotter hineinwachsende Kuppe des Stomodäums zunächst, wenn die Einstülpung noch flach ist, an dem angrenzenden Mesoderm, beziehungsweise dem Subösophagealkörper, später, wenn die Einstülpung sich weiter vertieft hat, an dem Dotter eine bedeutende Reibung erfährt, die den äußeren Theil der Zellen zurückzuhalten sucht. Dieser Ansicht entspricht vollständig die Thatsache, dass die Fortsätze an dem vorderen, später dorsalen Theil des Randes der Endfläche stärker sind als an dem hinteren, später ventralen Theile. Denn da das Stomodäum nicht senkrecht zur Oberfläche des Keimstreifs an der betreffenden Stelle auswächst, sondern die Neigung hat sich ein wenig ventralwärts, d. h. nach dem Keimstreif hin zu krümmen, so muss natürlich das Wachsthum an der so konvex werdenden Rückenseite stärker sein als an der konkaven Bauchseite. Demgemäß wird auch der beim Wachsen von den reibenden Theilen ausgeübte Zug dorsal stärker sein als ventral. In Fig. 23 hat sich der dorsale Fortsatz etwas vorwärts in den Dotter hineingeschoben, auf vielen anderen Schnitten liegt derselbe aber dem Mesoderm dicht an und macht dann besser den Eindruck des Anhaftens. Dass eine solche Adhäsion des Mesoderms an der Dorsalseite wirklich besteht, dafür spricht noch deutlicher der Umstand, dass in der dorsalen Wand des Stomodäums, so weit derselben außen Mesoderm angelagert ist, die Zellgrenzen sämmtlich derartig schräg verlaufen, dass ihr inneres, dem Lumen der Einstülpung zugekehrtes Ende dem Hinterende des Stomodäums viel näher liegt, als ihr äußeres Ende. Es ist also der äußere Theil der Zellen, der nur Protoplasma enthält, in Folge der Adhäsion an das Mesoderm gegenüber dem inneren, den Kern enthaltenden Theil zurückgeblieben. Ziemlich in der Mitte der Endfläche, ein wenig mehr nach der Ventralseite hin sind außerdem in Fig. 24 zwei Zellen (*vml*) sichtbar, die sich etwas über die anderen erhoben haben und einen Vorsprung der Endfläche bilden. In diesen und den entsprechend liegenden Zellen, im Ganzen nur in einigen wenigen Zellen, haben wir die erste Andeutung der vorderen Mitteldarmanlage zu erkennen. Der Subösophagealkörper hat an Größe etwas zugenommen, nicht aber an Zellenzahl, vielmehr haben sich die einzelnen Zellen vergrößert, sie enthalten jetzt deutlich sichtbare Vacuolen, die fast die Größe der Zellkerne erreichen. In Folge dessen ist der Subösophagealkörper jetzt noch etwas heller gefärbt als früher.

Die Seitentheile des Kopfes, die etwas weiter nach vorn reichen, als der mittlere Theil, haben sich inzwischen stark vergrößert, ihr Rand ist deutlich gelappt, ihre Zellkerne zeigen zumeist in einem äußerst feinen Chromatinnetz suspendirt ein einziges großes Kernkörperchen. Diese Seitenlappen des Kopfes, in denen das Mesoderm nicht bis zum Außenrande reicht, stellen die Anlage des Gehirns dar.

Betrachten wir endlich das Stomodäum in demjenigen Stadium, von dem Fig. 25 einen Medianschnitt, Fig. 26 einen etwas mehr lateralen Sagittalschnitt aus derselben Serie wiedergiebt. Eine erhebliche Vertiefung des Stomodäums hat nicht mehr stattgefunden, das Lumen desselben hat sich aber am Grunde zu einer geräumigen Höhlung erweitert, wodurch die Endfläche sich zu einer dünnen, an den meisten Stellen nur aus einer Zellschicht bestehenden Membran ausgezogen hat. Etwas ventralwärts von dem Mittelpunkte der Endfläche, die wir von jetzt an mit HEYMONS (95) als vordere Grenzlamelle (*vgl*) bezeichnen wollen, d. h. genau an der Stelle, wo im vorhergehenden Stadium die hervortretenden Zellen lagen, entspringt jetzt jederseits eine deutliche einschichtige Lamelle von Zellen (Fig. 25 *vml*). Vorläufig sind diese Lamellen noch ganz kurz; auf dem gezeichneten Schnitte liegen erst drei Zellen in einer Reihe; sie verlängern sich aber ziemlich schnell und gehen immer weiter nach den Seiten, bis sie der dorsalen Wand der Cölomsäckchen dicht anliegen. Die Lamellen sind zunächst sehr schmal; an der Basis zeigt der Querschnitt eine Anzahl von etwa 20 Zellen neben einander, die dann nicht mehr nur eine Schicht bilden, sondern unregelmäßig gelagert sind. Je weiter man nach hinten geht, um so kleiner wird die Zahl der von einem Querschnitte getroffenen Zellen. Die hintersten Enden der beiden Lamellen stellen nur noch zwei Fäden aus einzelnen hinter einander liegenden Zellen dar.

In dem hier gezeichneten Stadium ist eine mittlere ventrale Verbindung der beiden Lamellen nur in so fern vorhanden, als die vordere Grenzlamelle in der Medianlinie ventral von ihrem Mittelpunkt eine Verdickung (Fig. 26 *vg*) zeigt, in der die Zellen nicht wie sonst überall einschichtig gelagert sind. Etwas später wächst auch diese Verdickung allmählich, in ihren seitlichen Theilen beginnend, nach hinten aus, doch nicht so, dass dadurch nun etwa eine neue Lamelle gebildet würde; es werden vielmehr nur die beiden vorhandenen ventral verbreitert und ihre Ränder einander von vorn nach hinten fortschreitend genähert. Wie viel bei dieser Vergrößerung auf ein nach hinten gerichtetes Wachsthum von den Zellen von der Verdickung der Grenzlamelle aus, und wie viel auf ein medianwärts gerichtetes Breitenwachsthum der vorhandenen Mitteldarmlamellen zu rechnen ist, das wird sich kaum entscheiden lassen. Jedenfalls wirken beide Faktoren dahin zusammen, dass schließlich auf der Ventralseite der vorderen Grenzlamelle ein etwa drittelkreisförmiger Wall entsteht, der in der Mitte am niedrigsten ist und sich seitlich allmählich erhöht, um an seinen Enden durch die beiden seitlichen Lamellen wie durch Eckpfeiler, die seine Höhe um das Vielfache übertreffen, begrenzt zu werden. Etwas später, nachdem an der Basis die ventrale Verbindung bereits eingetreten ist, verbreitern sich die Lamellen aber auch an ihrer dorsalwärts und nach außen gerichteten Seite, zunächst ebenfalls an der Basis, und zwar so lange, bis die beiderseitigen Verbreiterungen, wieder unter Mithilfe von Zellen, die von der Grenzlamelle nach hinten auswachsen, immer dem von dem ventralen Zellenwall begonnenen Kreise folgend, sich in der dorsalen Mediane erreicht haben. Wenn das geschehen ist, dann erhebt sich also auf der vorderen Grenzlamelle ein vollkommener Ringwall, der ventral jederseits in eine lange Seitenlamelle ausläuft; in den beiden von der Mediane geschnittenen Punkten des Walles liegen seine beiden Höhenminima, von denen aber das an der Dorsalseite viel niedriger ist als das ventrale.

Betrachten wir noch einmal die Figg. 25 und 26, so zeigt es sich, dass sich im Ektoderm eine deutliche Sonderung der Zellen vollzogen hat, die andeutungsweise an einzelnen Stellen auch schon in Fig. 24 vorhanden war. Um die Mediane verläuft ein zusammenhängender Zellenstrang, der scharf von den übrigen Ektodermzellen, die weiter ventral in den Segmentwülsten oder weiter nach der Seite liegen, getrennt ist. Es handelt sich hier um die Anlage des Nervensystems (Figg. 25, 26 *n*), in dem bereits die Ganglien als deutlich abgegrenzte rundliche Zellmassen mit ziemlich schwach gefärbten Kernen sichtbar sind (Fig. 26 *ga*).

Die Figg. 27 und 28 stellen Querschnitte durch das Vorderende eines etwas weiter entwickelten Keimstreifs dar; in Fig. 27 ist das Stomodäum noch getroffen. Der Schnitt ist so geführt, dass rechts noch das Hinterende der Mandibel durchschnitten ist, links dagegen der Anfang der Ausstülpung der ersten Maxille. Der Schnitt geht also links ein wenig schräg nach hinten. Dementsprechend ist die Mesodermmasse links stärker als rechts; links ist nur noch die hintere Begrenzung des Kopflappens zu sehen, rechts dagegen trifft der Schnitt noch Gehirnzellen (*g*), deren weniger dicht als sonst im Ektoderm gelagerte Zellkerne hier sehr deutlich das oben erwähnte Aussehen zeigen, dass sie nämlich nur ein großes Kernkörperchen enthalten. Der Durchschnitt durch den Ösophagus zeigt dessen dorsoventral zusammengedrückten Querschnitt und lateral sehr deutlich die auswachsenden Lamellen (*vml*). Die Zellen des Stomodäums sind meist radiär gestellt; nur da, wo die Lamellen auswachsen, verliert sich diese Anordnung. Der Subösophagealkörper liegt dem Stomodäum ventral dicht an, ist aber von demselben leicht durch die helle Farbe seiner Zellen zu unterscheiden. Derselbe steht jetzt in keiner Verbindung mehr mit dem Ektoderm, das die Körperwand bildet; das Stomodäum hat ihn bei seinem Wachsthum mitgenommen, so dass er jetzt auch weiter hinten liegt als vorher.

Fig. 28 ist von einem Schnitte derselben Serie genommen, der ca. 50 μ hinter dem eben beschriebenen liegt und natürlich die gleiche Schiefe hat wie dieser. Seine rechte Seite liegt jetzt etwa in der Höhe, in der bei dem vorigen Schnitte die linke lag; seine linke Seite trifft die Mitte des ersten Maxillarsegmentes. Das Mesoderm, das wieder links stärker entwickelt ist, füllt die Extremitätenhöhlen vollkommen aus. Vom Gehirn ist keine Spur mehr zu sehen, wohl aber links und rechts von der medianen Furche, der »Primitivrinne« (*pri*) des Nervensystems, die nichts mit der bei der Mesodermbildung vorhandenen Rinne zu thun hat, die Querschnitte von Längskommissuren (*n*), die sich wiederum von dem übrigen Ektoderm durch ihre matte Kernfärbung und die Deutlichkeit der Zellgrenzen scharf unterscheiden. Die rechte Mitteldarmlamelle, die dicht an ihrer Basis geschnitten ist, zeigt auf dem Querschnitte noch 16 Zellkerne, die linke dagegen, die weiter hinten getroffen ist, nur noch deren fünf. Beiderseits aber liegen die Lamellen (*vml*) nahe an der dorsolateralen Kante der Mesodermstreifen und lassen sich nach hinten in dieser Schnittserie bis in die Mitte des zweiten Thorakalsegmentes verfolgen.

b) Enddarm und hintere Mitteldarmanlage.

Am Hinterende des Embryos bildet sich ungefähr zu derselben Zeit oder doch nur ganz wenig früher, als vorn die Anlage des Stomodäums entsteht, ebenfalls eine solche Einstülpung, die indessen von vorn herein viel breiter und umfangreicher angelegt wird als diejenige am Vorderende. In dieser hinteren Einstülpung, die übrigens dem Hinterende des Embryos sehr viel näher liegt als die vordere dem Vorderende, haben wir die Anlage des Enddarmes oder Proctodäums zu erblicken. Dieselbe durchbricht, genau wie wir es am Stomodäum gesehen haben, die Mesodermschicht und ist in Folge dessen etwas später an ihrer Basis von einem Mesodermring umgeben, der zunächst in der ventralen Mediane am stärksten entwickelt ist und nach der Dorsalseite hin immer dünner wird, um schließlich in der dorsalen Mediane bis auf ganz wenige oder nur eine einzige Zelle reducirt zu sein. Eine Unterbrechung wie beim Stomodäum erleidet der Ring aber an keiner Stelle. Obwohl fast gleichzeitig mit dem Stomodäum angelegt, hat doch das Proctodäum schon in der Zeit, wo das Stomodäum noch das Ansehen von Fig. 23 zeigt, dasjenige Stadium erreicht, in dem es in seiner Entwicklung der des Stomodäums in den Figg. 25 und 26 entspricht. Diese Entwicklungsstufe zeigen die Figg. 29 und 30. Sie sind aus derselben Schnittserie abgezeichnet, wie Fig. 23; Fig. 29 stellt einen Schnitt durch das Hinterende des Keimstreifs annähernd in der Mediane dar, Fig. 30 einen Parallelschnitt, der ungefähr um 40 μ weiter nach der Seite hin abgenommen ist. Der Medianschnitt zeigt nichts besonders Bemerkenswerthes; wir sehen die größere Breite des Proctodäums (*pr*) im Verhältnis zum Stomodäum und seine Lage ganz am Hinterende des Embryos. Die Kuppe seiner Einstülpung, die hintere Grenzlamelle (*hgl*), besitzt nirgends eine besonders differenzirte Stelle, eine Verdickung oder dergleichen, ist aber im Ganzen eben so dick wie die übrigen Wandtheile. Der Mesodermring an der Basis des Enddarmes erscheint hier von dem weiter vorn liegenden Mesodermstrang, der die Mediane in diesem Stadium noch bedeckt, vollkommen getrennt; aber diese Trennung ist wohl nur durch die Präparation künstlich herbeigeführt worden; die Ränder erscheinen nicht glatt, sondern wie zerrissen.

Der weiter seitlich geführte Schnitt trifft die Seitenwand des Proctodäums und außerdem eine deutliche, von der Kuppe ausgehende ektodermale Zelllamelle, die eine der beiden hinteren Mitteldarmlamellen (*hml*), die hier noch genau einschichtig ist, und auf dem hier getroffenen Längsschnitte vier Zellen enthält. Auch an der dorsalen Seite sehen wir eine Hervorragung, die aber noch nicht zu einer wirklichen Lamelle ausgewachsen ist. Das weitere Wachsthum der hinteren Mitteldarmanlage vollzieht sich in durchaus analoger Weise wie bei der vorderen. Auch hier wachsen die beiden seitlichen ventralen Lamellen zuerst ziemlich schnell in die Länge, nehmen dann an der Basis zunächst nach innen hin an Breite zu und nähern sich einander so bis zur Berührung und Verwachsung in der Mediane, und wachsen dann auch an der Außenseite dorsalwärts, um sich schließlich auch in der dorsalen Mittellinie zu vereinigen. Wiederum wirken bei diesem Wachsthum auch die Zellen der hinteren Grenzlamelle (*hgl*) mit. Der ventrale Theil des Mesodermringes steht hier in Verbindung mit dem weiter nach vorn folgenden Mesoderm; der dorsale Querschnitt desselben weist nur drei Zellen auf, also noch weniger als in Fig. 29. Dieser Umstand erklärt sich wohl aus einer geringen Schiefe der Schnitte gegen die Symmetrieebene. In der Nähe der Kuppe des Proctodäums zeigt seine Wand eine von Kernen fast vollständig freie Stelle mit zwei kleinen Löchern. Wir haben es also hier mit einer seitlichen Ausbauchung (*vM*) des Proctodäums zu thun, die an zwei Stellen etwas tiefer geht. Bei anderen Schnittserien von fast gleichalterigen Stadien zeigen sich an der kernfreien Stelle drei solche Ausbauchungen; es scheint also, als ob eine derselben eine ganz kurze Zeit nach den beiden anderen angelegt würde. Diese drei seitlichen Ausstülpungen an jeder Seite des Proctodäums sind die Exkretionsorgane, die MALPIGHI'schen Gefäße. Dass von denselben zwei Paare etwas früher angelegt werden, als das dritte, scheint mir bemerkenswerth als eine gewisse Rekapitulation des Verhaltens niederer Insekten, die großentheils überhaupt nur zwei Paare von Vasa Malpighii besitzen. Die Gefäße sitzen zunächst knospenförmig an jeder Seite des Darmes zu dreien an, verlängern sich aber sehr bald beträchtlich nach hinten. Sie besitzen, wie dies schon von mehreren Autoren übereinstimmend konstatirt worden ist, von vorn herein ein deutliches Lumen. Ein gemeinsames Basalstück — »tronc basilaire« CHOLODKOWSKY's (85) — ist hier vorläufig nicht vorhanden, wenn man nicht die außerordentlich seichte Hervorwölbung des Proctodäums, in welche die Vasa Malpighii jederseits einmünden, als ein solches auffassen will; das scheint mir aber nicht thunlich. Auch ist keines der drei Gefäße etwa eine Abzweigung eines anderen, sondern alle drei sind vorerst vollkommen gleich geordnet. Auf ihr späteres Verhalten komme ich weiter unten noch einmal zurück.

Ein Stadium, in dem die MALPIGHI'schen Gefäße schon eine beträchtliche Länge erreicht haben, stellt der in Fig. 31 abgebildete Querschnitt dar. Dieser liegt 0,2 mm vor dem Hinterende des Embryos, ein wenig vor der Mitte des Proctodäums. In dem letzteren liegen die Zellen mehrschichtig, die Längsachse der Kerne ist radiär gestellt, das Lumen hat bereits die für Lepidopteren typische Gestalt eines regelmäßigen sechsstrahligen Sternes angenommen. Das ganze Proctodäum ist bis an die Außenseite der hinteren Mitteldarmlamellen ringsum von einem Mesodermmantel umschlossen, der durch nachträgliches Auswachsen des mesodermalen Ringes um die Basis des Proctodäums entstanden ist. Die Anordnung der Zellen dieses Mesodermmantels ist vorläufig eine ganz regellose; an manchen Stellen liegen sie in einer, meistens aber in mehreren Schichten. Jederseits vom Proctodäum liegen drei Vasa Malpighii (*vM*); der Querschnitt ihres Lumens ist kreisrund und sehr klein im Verhältnis zur Dicke der Wand. Die Zellen, deren auf einem Querschnitte ca. 15 getroffen sind, stehen überall in einer Schicht, die Längsachse ihrer Kerne verläuft radiär. Auch an den MALPIGHI'schen Gefäßen ist das Mesoderm entlang gewachsen, aber nicht in Gestalt eines geschlossenen Mantels, sondern nur in einzelnen Strängen, die auch nicht überall dem Gefäße dicht anliegen.

Weiter vorn, am inneren Ende des Proctodäums, plattet sich dasselbe dorsoventral ab; die hintere Grenzlamelle ist nicht von Mesoderm bekleidet. Fig. 32 giebt einen Schnitt wieder, der derselben Serie entstammt, wie der in Fig. 31 abgebildete, aber etwa 0,1 mm weiter nach vorn liegt. Der etwas schief von rechts vorn nach links hinten geführte Schnitt zeigt auf der linken Seite noch einen beträchtlichen Theil der hinteren Grenzlamelle; rechts ist dagegen nur noch die eine hintere Mitteldarmlamelle getroffen. Bei dem Auswachsen dieser Lamellen macht sich nun ein bemerkenswerther Unterschied gegen das Verhalten derselben am Vorderdarm geltend. Hier wuchs, wie wir sahen, nur die ektodermale Lamelle aus. Anders beim Enddarm. In dem oben an den Sagittalschnitten beschriebenen Stadium ist die auswachsende Lamelle noch sehr kurz und besteht nur aus Ektodermzellen; das Mesoderm umgiebt nur die Basis des Enddarmes ringförmig. Dieser Mesodermring wächst nun aber sehr schnell zu dem im letzten Stadium vorhandenen Mesodermmantel aus, so schnell, dass dieser bereits die Basis der Mitteldarmlamellen erreicht hat, wenn diese selbst noch ziemlich kurz sind. Nun wächst jederseits ein Mesodermstreifen an der nach außen und ventralwärts gerichteten Seite der betreffenden ektodermalen hinteren Mitteldarmlamelle entlang, bis das Vorderende derselben erreicht ist, und dann mit dieser in gleicher Geschwindigkeit weiter. In dem hier abgebildeten Stadium lässt sich die Ektodermlamelle bis in die Mitte des Abdomens verfolgen. Da sie aber an ihrem Vorderende der dorsolateralen Kante des seitlichen

Mesodermstreifs dicht anliegt, so lässt sich hier nicht mehr entscheiden, ob etwa auch hier noch das unmittelbar anliegende Mesoderm von der mesodermalen Hülle des Enddarmes abstammt, oder ob dasselbe stets ein Theil des seitlichen Mesodermstranges gewesen ist. Wahrscheinlich geht das Mesoderm des einen Ursprungs ganz allmählich in das des anderen über.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die übrige Organisation des Embryos in diesem Stadium, welches etwas weiter fortgeschritten ist, als dasjenige, dem die Figg. 25 und 26 entnommen sind. Das Amnion ist besonders an den Enden des Keimstreifs weit aufwärts gewachsen und bildet so einen provisorischen Rückenverschluss, der freilich um die Mediane eine weit nach vorn und hinten sich erstreckende Öffnung besitzt, die in der Mitte am breitesten ist. An den Enden der so einigermaßen abgegrenzten Körperhöhle ist jetzt die Blutflüssigkeit den Dotterkugeln gegenüber stark im Übergewicht; dementsprechend sind auch die Dotterkerne spärlich geworden, die Blutzellen dagegen haben sich stark vermehrt. Hier und da, z. B. in Fig. 32 bl_1, habe ich zwei Kerne in einer Blutzelle gefunden, doch an keiner Stelle mitotische Theilungsfiguren. Es wäre aber nicht berechtigt, daraus den Schluss ziehen zu wollen, dass eine Karyokinese hier nicht vorkäme; vielleicht vollzieht sich dieselbe zu bestimmter Zeit gleichzeitig in sehr vielen Blutzellen. Denn ich möchte die Amitose bei diesen Zellen, die wenigstens während des Embryonalzustandes nicht funktionslos werden, nicht für das Normale halten. Vielleicht findet überhaupt keine Theilung der Blutzellen statt. Am Hinterende findet sich nur ventral vom Proctodäum noch eine größere Menge von Dotterkugeln; in der Mitte des Keimstreifs haben dieselben bereits einer großen ventralen Blutlakune, dem Epineuralsinus, Platz gemacht, doch ist noch keine deutliche Grenze zwischen Blut- und Dotterraum vorhanden.

Im Körper des Embryos selbst haben sich ebenfalls manche Veränderungen vollzogen. Die nach innen gerichteten Theile des Mesoderms sind heller geworden, die Zellen haben sich vergrößert und sind von zahlreichen Vacuolen durchsetzt; sie bilden das Fettkörpergewebe (*fk*), dessen Entstehung von vorn nach hinten fortschreitet; der Schnitt in Fig. 32 hat dies Stadium bereits erreicht, nicht aber der weiter hinten liegende in Fig. 31. Andere weiter ventral gelegene Theile des Mesoderms haben sich zu Muskeln (*mu*) umgewandelt; hier liegen die Kerne etwas weniger dicht und haben sich in der Richtung des Längsverlaufes des betreffenden Muskels verlängert; die Zellgrenzen sind nicht deutlich erkennbar. Von dem übrigen Ektoderm sondert sich in diesem

Stadium das Nervensystem, ebenfalls von vorn nach hinten fortschreitend, vollständig ab; in Fig. 32 liegen die Querschnitte der Längskommissuren (*n*) frei zu beiden Seiten des mittleren Ektodermzapfens (*ez*), in Fig. 31 dagegen noch im übrigen Ektoderm eingebettet. Die Zellen des Nervensystems sind noch überall deutlich gesondert; sie sind sehr hell gefärbt.

Als Einstülpungen des Ektoderms jederseits etwa in der Mitte der Thorakal- und Abdominalsegmente entstehen die Tracheen. Dieselben stellen dünne Röhren mit engem Lumen dar, die von ihren Mündungen, den Stigmen, etwas nach innen und vorn verlaufen, sich aber bald verzweigen. In Fig. 31 ist rechts bei *tr* eine Trachee schief geschnitten, in Fig. 32 links eine solche dicht an einer Verzweigung. Die Zellen sind hell, ohne scharfe Grenze. In den ersten acht Abdominalsegmenten bildet sich jederseits noch eine zweite Einstülpung etwas weiter hinten und innen als die Stigmen. Hierdurch werden rundliche Zellhaufen vom übrigen Ektoderm getrennt, deren Zellen sich allmählich hell färben, scharf von einander abgrenzen und bedeutend vergrößern. Es sind dies die von WIELOWIEJSKY so benannten und von zahlreichen Autoren beobachteten Önocyten (Figg. 31 u. 32 rechts, *oe*).

c) Abschluss der Mitteldarmbildung und Umbildung der Wand des Mitteldarmes bis zum definitiven Bau bei der erwachsenen Raupe.

Die vorhin beschriebenen Mitteldarmlamellen, von denen auf jeder Körperseite je eine vordere und eine hintere vorhanden ist, wachsen nun im weiteren Verlaufe der Entwicklung auf einander zu, bis sie sich jederseits in der Mitte, d. h. in der Gegend des zweiten oder dritten Abdominalsegmentes treffen. Hier verwachsen sie so innig, dass eine Trennung des vorderen von dem hinteren Theile nachher nicht mehr möglich ist. Gleichzeitig legt sich auch an die Vorderhälften der beiden nun zusammenhängenden Lamellen eine Mesodermschicht, die von dem dorsolateralen Rande der seitlichen Mesodermstreifen herstammt, dicht an, so dass schließlich die beiden ektodermalen Bänder in ihrer ganzen Länge an der Außenseite von je einem schmalen, aber ziemlich dicken Mesodermstreifen begleitet werden. Die Ektodermlamellen wachsen nun an ihrer nach innen gewendeten Kante besonders vorn und hinten immer weiter nach der Mediane zu, den schon oben bei der Beschreibung der vorderen Mitteldarmanlage dargestellten Process weiter verfolgend. So bleibt in der ventralen Begrenzung des Mitteldarmlumens bald nur noch ein etwa ovales Loch offen, das sich durch allseitiges Wachsthum der Ränder, besonders aber von vorn und hinten her mehr und mehr verkleinert und endlich vollständig verschwindet, zuletzt in der Höhe des zweiten Abdominalsegments.

Ganz ähnlich verlaufen die Vorgänge bei der Bildung der dorsalen Mitteldarmwand. Die Lamellen wachsen nicht nur nach innen, sondern auch an der Außenseite, und auch hier an der Basis am intensivsten, so dass auch hier schließlich noch eine langgestreckte Öffnung um die Mediane herum zurückbleibt. Da nun die ursprünglichen Lamellen nicht genau lateral, sondern etwas ventral lagen, so ist es natürlich, dass die an der Dorsalseite zu überwachsende Fläche eine viel größere ist als die ventrale, dass daher ventral der Schluss der Darmwand viel früher eintritt als dorsal. Außerdem scheint das dorsalwärts gerichtete Wachsthum auch an sich langsamer zu erfolgen. Wenigstens bleibt eine mittlere dorsale Öffnung in der Darmwand so lange bestehen, bis der gesammte noch außerhalb des Amnions gelegene Dotter durch den sogenannten Rückennabel, d. h. diejenige Öffnung, die das Amnion bei seinem von allen Seiten dorsalwärts gerichteten Wachsthum noch gelassen hat, in den Darm aufgenommen ist.

Das Mesoderm, das den ursprünglichen Mitteldarmlamellen anliegt, wächst nicht mit derselben Geschwindigkeit nach den Seiten wie das ektodermale Darmepithel; in Folge davon sind dessen jüngere Theile stets frei von einer Mesodermbekleidung. Fig. 33 stellt ein Stadium dar, in dem die mediane Verwachsung der Lamellen an der Ventralseite schon ziemlich weit gediehen, an der Dorsalseite dagegen erst dicht an der Ansatzstelle der Lamellen am Vorder- und Enddarm vorhanden ist und die Mesodermbekleidung die Mediane noch an keiner Stelle erreicht hat. Der Schnitt verläuft annähernd in der Mediane, doch nicht ganz genau, da die Pedes spurii (*psp*) der einen Seite im dritten bis sechsten Abdominalsegment angeschnitten sind. Wir sehen die langen ventralen und die kurzen dorsalen Mitteldarmlamellen; besonders die hintere dorsale Lamelle bildet erst einen unbedeutenden Vorsprung an der hinteren Grenzlamelle. Die hier getroffenen Theile der Begrenzung des Mitteldarmes sind fast überall einschichtig, entsprechend ihrer erst kürzlich erfolgten Entstehung. Der Dotter hat sich aus der definitiven Leibeshöhle vollständig zurückgezogen, auch ventral vom Proctodäum bleibt keine Spur von Dotter in der Leibeshöhle liegen, wie das für manche Formen in diesem und sogar in noch späteren Stadien beschrieben worden ist; wohl aber findet sich hier eine starke Anhäufung von Blutzellen, die also anscheinend schon vorher die früher (Fig. 31) hier gelegenen

Dotterpartikeln resorbirt haben. Der Dotter ist auch da, wo die Mitteldarmbegrenzung noch fehlt, scharf von der Leibeshöhle getrennt; nur durch den Rückennabel (Fig. 33 *rna*) hängt derselbe noch mit dem äußeren Dotter zusammen. Hier ist auch die einzige Stelle, wo noch Blutzellen im Dotter liegen. Aus dem Raume, der später zum Darmlumen wird, haben sie sich sämmtlich zurückgezogen, liegen indess zahlreich unmittelbar an der Grenze der Leibeshöhle gegen den Dotter an den Stellen, wo das Darmepithel noch gar nicht oder erst seit kürzester Zeit vorhanden ist. Es sind das jedenfalls die aus dem Dotter zuletzt ausgewanderten Blutzellen. Eine Degeneration von Blutzellen im Dotter habe ich an keiner Stelle bemerken können; ich fand allerdings an späteren Stadien, bei denen der Darm vollständig geschlossen war, im Dotter eine Erscheinung, die ich zuerst als Degeneration von Blutzellen auffasste, die sich aber bei genauerer Untersuchung als etwas ganz Anderes herausstellte. Es lagen nämlich an einzelnen Stellen stark gefärbte Kernstücke inmitten einer vacuoligen Masse, wodurch der Eindruck einer etwas in Auflösung begriffenen Blutzelle täuschend nachgeahmt wurde. Es handelte sich aber thatsächlich um Dotterkerne, deren Chromatin sich zusammengeballt hatte, und in deren Umgebung der schon größtentheils zu einer homogenen Masse zusammengeflossene Dotter eine blasige Beschaffenheit angenommen hatte. Ich glaube also bestimmt behaupten zu dürfen, dass eine Einschließung von Blutzellen in den Mitteldarm, die dann natürlich die Auflösung dieser Zellen zur Folge hätte, thatsächlich nicht stattfindet. — Außer an den oben bezeichneten Stellen liegen Blutzellen in reichlicher Menge an der ganzen Leibeswand und an den Wänden von Stomodäum und Proctodäum vertheilt.

Diese beiden Darmabschnitte haben sich noch etwas verlängert, das Stomodäum reicht jetzt bis ins zweite Thorakalsegment, das Proctodäum bis ins sechste Abdominalsegment. Die vordere Grenzlamelle hat sich noch mehr verdünnt, so dass ihre Kerne jetzt ähnlich wie im Amnion deutliche Hervorragungen nach beiden Seiten bilden, und überwölbt in flacher Glockenform das Vorderende des Stomodäums. Die Verdünnung der Grenzlamelle hat gleichzeitig zur Folge, dass der Kreis, in dem die Mitteldarmwand ihr aufsitzt, sich erweitert hat. Die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm und entsprechend diejenige zwischen Mittel- und Enddarm besteht auch hier, wie es bei zahlreichen anderen Formen beobachtet worden ist, nur aus dieser einen Grenzlamelle, wie ich hier in Übereinstimmung mit VERSON (97) noch einmal ausdrücklich konstatire, der seinerseits schon den Angaben von SELVATICO (81) für Bombyciden überhaupt und von TICHOMIROFF (82) für Bombyx mori entgegengetreten ist, nach denen der Mitteldarm ein allerseits durch eigene Wand abgeschlossener Blindsack sein sollte, die Grenzlamellen also vorn so gut wie hinten aus zwei Schichten bestehen sollten.

Die Mesodermmasse, die in früheren Stadien (s. z. B. Fig. 25) dorsal vom Stomodäum lag, hat sich allmählich auch nach hinten verlängert, sie reicht jetzt in der dorsalen Mediane bis zu der Stelle, an der das ektodermale Vorderdarmepithel sich ziemlich plötzlich verdünnt, um kurz dahinter in die Grenzlamelle überzugehen. Je weiter nun das Mesoderm nach hinten gewachsen ist, um so stärker hat es sich auch seitlich verbreitert, so dass es auf Querschnitten durch das Stomodäum immer weiter ventralwärts reicht, je weiter nach hinten der Schnitt gelegen ist; ganz am hintersten Ende treffen die beiden seitlichen Verbreiterungen in der ventralen Mediane wieder zusammen, so dass hier ein vollständiger Mesodermring das Stomodäum umgiebt; im Übrigen ist aber die ventrale Mediane desselben noch frei von Mesoderm. Schon etwas vorher haben sich in der dorsalen Mediane des Stomodäums von seinem Lumen aus in dem ektodermalen Epithel drei Einstülpungen gebildet, deren vorderste etwa in der Mitte der Länge des Stomodäums liegt. Dieselben schnüren sich bald von dem übrigen Ektoderm ab, und wandern etwas dorsalwärts in das Mesoderm ein, wo sie sich mit einander verbinden und so die also ebenfalls rein ektodermale Anlage des Schlundnervensystems (Fig. 33 *sn*) darstellen. Ventral vom Vorderdarm, in der Nähe seines inneren Endes liegt der Subösophagealkörper, jetzt nicht mehr dem Darme dicht angelagert, sondern in einiger Entfernung davon. Seine Zellen zeigen bereits Spuren beginnender Auflösung, die allmählich immer weiter fortschreitet. Bei der jungen Raupe habe ich ihn nicht mehr wahrgenommen.

Was den Enddarm anbetrifft, so ist seine Wand ringsum von einem an keiner Stelle durchbrochenen Mesodermmantel bekleidet, der aber weniger dick ist, als die dorsale Mesodermlage am Vorderdarm. Ungefähr in der Mitte ist das Lumen des Enddarmes verengt; die von hier aus nach innen gelegene Hälfte zeigt im Querschnitt die charakteristische sechsstrahlige Figur; in der äußeren Hälfte ist diese dagegen nicht mehr vorhanden, vielmehr stellt sie jetzt eine geräumige Höhlung mit ziemlich glatten Wänden dar. Die hintere Grenzlamelle hat sich nicht nennenswerth verdünnt.

Betrachten wir die Mitteldarmlamellen weiter seitlich, an einer Stelle, wo das Mesoderm bereits vorhanden ist, bei stärkerer Vergrößerung, so finden wir dieselbe so zusammengesetzt, wie das Fig. 34 im Längsschnitte zeigt. Dem Dotter, der, wie schon oben ausgeführt, nur noch Dotterzellen enthält, zunächst liegt das ektodermale Darmepithel (*de*), dessen Zellen unregelmäßig bald in einer, bald in mehreren Schichten gelagert sind. Außen davon liegt das Mesoderm, aus dem die Muscularis entsteht. Die beiden Theile derselben sind bereits deutlich zu erkennen: innen befindet sich eine einzelne Zellenschicht, deren längliche Kerne an den meisten Stellen in einer Linie liegen und mit der Längsachse radiär gestellt sind. Hieraus geht die Ringmuskulatur (*rm*) hervor. Außerhalb dieser Schicht liegt eine dickere Mesodermlage, deren Zellen unregelmäßig und mehrschichtig angeordnet sind: aus diesen Zellen entsteht später die Längsmuskulatur (*lm*). Von Strecke zu Strecke legen sich von hinten kommende Tracheen beiderseits dem Darme an; Fig. 34 zeigt eine solche bei *tr* kurz vor einer Gabelung schräg durchschnitten. — Die gleiche Sonderung in zwei Schichten zeigt auch die Mesodermbekleidung des Vorderdarmes; am Enddarm ist dieselbe nicht so deutlich ausgeprägt; bei genauerer Betrachtung findet man, dass hier von der ohnehin schon dünnen Mesodermschicht auf die äußere Lage, die spätere Längsmuskulatur, nur der allerkleinste Theil entfällt.

Auch die allgemeine Organisation des Embryos hat inzwischen bedeutende Fortschritte gemacht; die Seitenwände des Körpers haben sich dorsalwärts bereits stark erhöht; das Nervensystem (*n*) hat sich vollkommen von dem übrigen Ektoderm, das nun die Epidermis bildet, losgelöst; in den Ganglien haben sich die Ganglienzellen (*gz*), welche die äußere Rinde und einen dorsoventralen mittleren Pfeiler bilden, gesondert von den den übrigen Raum der Ganglien einnehmenden Nervenfibrillen. Auch die Önocyten haben sich schärfer von der Epidermis abgetrennt und vergrößert, sie erreichen nach innen vordringend das Fettkörpergewebe. An die Mitteldarmlamellen haben sich im fünften Abdominalsegment seitlich zwei rundliche Körper angelegt, welche die Anlage des Genitalsystems darstellen. Diejenige Stelle an jeder Seite des Enddarmes, an der die Vasa Malpighii aufsitzen, hat sich nun nachträglich etwas weiter ausgestülpt, so dass nun allerdings ein gemeinsames Basalstück für alle drei Vasa jeder Seite vorhanden ist; auch scheint es mir, als ob von diesem Basalstück sich ein Gefäß ein wenig unterhalb der Trennung der beiden anderen abzweigte: es wäre also auch hier der von CHOLODKOWSKY (85) bei verschiedenen Formen beobachtete »tronc secondaire«, d. h. ein Stück zwischen der Trennungsstelle des ersten Gefäßes vom Basalstück und der Theilung der beiden anderen, vorhanden, wenn auch nur sehr kurz. Aber ich weise noch einmal darauf hin, dass dieser Bau hier erst in einem späteren Stadium entsteht und nicht den primitiven Zustand darstellt. Desswegen kann ich mich der Ansicht von CHOLODKOWSKY nicht anschließen, dass die Mehrzahl von Vasa Malpighii phylogenetisch immer durch Verzweigung des ursprünglich einzigen Gefäßes auf jeder Seite entstanden sei; vielmehr scheint mir die Annahme eben so gerechtfertigt, dass neben dem ersten und unabhängig davon auch ein zweites und ein drittes jederseits entstanden sein könne. Leider habe ich in Folge von Mangel an Material nicht feststellen können, welchen Bau der Exkretionsapparat an der erwachsenen Raupe von Lasiocampa fasciatella besitzt, und ob hier wirklich ein tronc secondaire vorhanden ist oder nicht.

Die Mundtheile und die Thorakalfüße besitzen eine deutliche Gliederung; die Extremitätenanlagen am ersten, zweiten und siebenten bis neunten Abdominalsegment haben sich vollkommen zurückgebildet, an den übrigen, d. h. am dritten bis sechsten und zehnten Abdominalsegment haben sich die Pedes spurii der Raupe entwickelt. Am zweiten Maxillarsegment münden die inzwischen gebildeten paarigen Spinn- und Speicheldrüsen aus, jene nahe der Mediane, diese weiter seitwärts. Die Spinndrüsen sind dünne Schläuche mit sehr engem Lumen und reichen bis ins vierte Abdominalsegment; die Speicheldrüsen dagegen sind viel weiter, reichen aber nur bis ins erste Thorakalsegment.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird allmählich sämmtlicher Dotter, der noch außerhalb des Embryos zwischen Amnion und Serosa liegt, durch den Rückennabel in die Mitteldarmhöhle übergeführt und hier theils durch die Thätigkeit der Dotterzellen, theils aber, besonders in etwas späteren Stadien, durch die verdauende Einwirkung der Darmwand gelöst. Während dieser Einwanderung des Dotters in den Darm schließt sich dieser an der Ventralseite vollständig und nach Vollendung derselben auch an der Dorsalseite. Gleichzeitig obliterirt der Rückennabel, indem die Ränder der Amnionfalten in der Mitte verlöthen und die äußere Schicht sich von der inneren abtrennt. Die äußere umhüllt dann eben so wie die Serosa und dieser ziemlich nahe anliegend den ganzen Embryo; die innere bildet den provisorischen Verschluss des mittleren Theiles des Rückens, der noch nicht von der Wand des Keimstreifs selbst überwachsen ist. Sehr bald findet aber auch hier der definitive Abschluss des Rückens statt. In dieser Zeit ändert der Embryo auch seine Lage derartig, dass nun die Bauchfläche konkav, die Rückenfläche konvex gekrümmt wird.

Während dieser Vorgänge haben sich die seitlichen Theile der Mitteldarmwand allmählich immer mehr von den Körperseiten nach der Mitte hin zurückgezogen, so dass die breite sackförmige Gestalt des Mitteldarmes in eine mehr cylindrische mit kreisrundem Querschnitte übergeht, der sogar eine Zeit lang kleiner ist als der des Vorder- oder Enddarmes. Allmählich umwächst nun auch das Mesoderm lückenlos den ganzen Darmtrakt; am spätesten wird natürlich die dorsale Mediane des Mitteldarmes vom Mesoderm bedeckt, weil dasselbe beim Wachsthum bis an diese Stelle den weitesten Weg zurückzulegen hat. Es scheint nun, als ob dieses Wachsthum nur zum Theil auf wirklicher Vermehrung der Masse des Mesoderms beruhe, zum anderen Theile dagegen auf einer bloßen Ausbreitung des dicken Mesodermstranges, der den ursprünglichen Mitteldarmlamellen aufgelagert war, über die ganze Oberfläche des Darmes. Die Mesodermschichten, Ring- wie Längsmuskulatur, sind nämlich um so dünner, je älter das betreffende Stadium ist. Besonders die Längsmuskulatur nimmt an Mächtigkeit allmählich ganz außerordentlich stark ab. Genau der entgegengesetzte Vorgang tritt bei dem Epithel des Mitteldarmes ein. Dieses besaß früher nur etwa den dritten bis vierten Theil der Mächtigkeit, die die gesammte Muskulatur aufwies; später nimmt das Epithel an Dicke fortwährend zu; die Kerne liegen zunächst überall mehrschichtig. Fig. 35 stellt einen Theil eines Querschnittes durch den Mitteldarm auf dieser Entwicklungsstufe dar. Wir erkennen die beiden dünnen Muskelschichten; in der äußeren sind die Kerne kleiner und zahlreicher, außerdem stärker gefärbt als in der inneren. Im Epithel liegen zahlreiche Kerne in unregelmäßiger Vertheilung, die Zellgrenzen sind nicht deutlich erkennbar. An der Innenseite sieht man hier und da kleine Vacuolen. Der Dotter enthält noch Dotterkerne und Dotterkugeln.

Das Stomodäum hat in dieser Periode schon so ziemlich sein definitives Aussehen angenommen. Das Epithel hat sich im Gegensatz zu dem des Mitteldarmes sehr stark verdünnt, es stellt jetzt ein einschichtiges Cylinderepithel von geringer Höhe mit runden, nicht sehr eng gelagerten Kernen dar. Die Muscularis hat sich noch stärker verdünnt als beim Mitteldarm; die Ringmuskelschicht erscheint als äußerst dünne Membran, in der nur an ganz vereinzelten Stellen noch Kerne aufzufinden sind; die Längsmuskelschicht ist nicht mehr zusammenhängend, sondern hat sich in einzelne Längsmuskelzüge aufgelöst, die aber so außerordentlich fein und so spärlich vertreten sind, dass es Mühe macht, sie überhaupt aufzufinden. Abgesehen von dieser

Strukturveränderung erfährt das Stomodäum auch noch ein weiteres Längenwachsthum, indem sich das Hinterende desselben unter gleichzeitiger Verengerung seines Lumens in das Vorderende des Mitteldarmes einsenkt. So entsteht ein rüsselförmiger Fortsatz, der in den Mitteldarm hineinragt und zunächst noch von der vorderen Grenzlamelle verschlossen wird. Die Muscularis des Enddarmes gewinnt um diese Zeit genau das gleiche Aussehen wie die des Vorderdarmes; das Epithel des Enddarmes dagegen hat sich wohl ein wenig verflacht, sonst aber noch nicht wesentlich verändert.

Was die Entwicklung der übrigen Organe anbetrifft, so fallen besonders zwei Neubildungen auf, nämlich das Herz und die Haarbildungszellen oder Trichoblasten. Das erstere liegt in der dorsalen Mediane und besteht auf jedem Querschnitte aus zwei schmal halbmondförmigen Zellen, die mit ihren spitzen Enden in der Mittellinie zusammenstoßen und an der breitesten Stelle, also lateral den Kern tragen. Vorläufig ist das Lumen des Herzens noch sehr eng, Blutzellen sind noch nicht in demselben vorhanden. — Die Trichoblasten sind aus Epidermiszellen entstanden und liegen in Gruppen, deren jedes Segment vier enthält, zwei an den Seiten und zwei am Rücken rechts und links von der Mediane. Fig. 36 stellt eine seitliche Trichoblastengruppe dar. Die Trichoblasten zeichnen sich durch ihre verhältnismäßig riesige Größe aus; sie erreichen einen längsten Durchmesser von fast 100 μ, die rundlich oder unregelmäßig gestalteten Kerne einen solchen von 30 μ; ihr Chromatingerüst ist äußerst fein. Ganz ähnliche Trichoblasten habe ich auch bei Porthesia chrysorrhoea und P. auriflua gefunden. Oft liegen die Trichoblasten direkt an der Oberfläche, ragen zuweilen sogar ein wenig über dieselbe hervor. In anderen Fällen liegt eine Ansammlung von Zellen der Epidermis über ihnen. Letztere ist an den meisten anderen Stellen einschichtig geworden, ihre Kerne stehen mit der Längsrichtung radial. Nächst den Trichoblasten sind die Önocyten die größten Zellen des Embryos; sie haben sich ebenfalls vergrößert und können jetzt einen Durchmesser von 18 μ erreichen. Sie liegen zwar noch in Gruppen, aber nicht mehr so dicht gedrängt, wie früher.

Nachdem der Mitteldarm ein bestimmtes Minimum von Dicke erreicht hat, erweitert sich sein Lumen wieder beträchtlich; der Durchmesser des Querschnittes wächst bis auf 430 μ, während er in dem in Fig. 35 abgebildeten Stadium nur 180 μ betrug. Die Struktur der Darmwand nach dieser Erweiterung stellt der Querschnitt in Fig. 37 dar. Die Zellen des Darmepithels haben an Höhe noch weiter zugenommen, sie messen jetzt ca. 25 μ und liegen, abgesehen von einzelnen Zellen besonderer Art, in einer Schicht. Die rundlichen Kerne liegen ungefähr in der Mitte der Zellen, nach innen von denselben zeigen viele Zellen eine große Vacuole. Hier und da liegen an der Basis der normalen Darmepithelzellen noch andere Zellen von keilförmiger Gestalt, die das Lumen des Darmes nicht erreichen. Es sind dies die sogenannten Kryptenzellen (Fig. 37 *cr*), die im Darm der Raupe die Regeneration des Darmepithels bewirken. Die Ringmuskulatur hat sich noch weiter verdünnt, Kerne sind in derselben nur noch an ganz vereinzelten Stellen wahrnehmbar; die Längsmuskulatur ist jetzt auch hier in eine Anzahl von Längsmuskelzügen zerfallen, die ebenfalls sehr dünn sind, aber viel zahlreicher als am Vorder- und Enddarm.

Der Vorderdarm hat sich nicht mehr merklich verändert; nur sein rüsselförmiger Fortsatz ist noch etwas länger geworden, und die Grenzlamelle hat sich aufgelöst. Zuerst ist das Ende des Vorderdarmfortsatzes noch durch einen Protoplasmapfropfen verschlossen, bald verschwindet aber auch dieser und es tritt ein Theil der Dottermasse, die nun zu einer durchaus homogenen Flüssigkeit geworden ist, und deren Dotterkerne sich aufgelöst haben, in den Vorderdarm über. Im Enddarm hat sich das Epithel nun eben so verdünnt, wie im Vorderdarm; an die Stelle der sechs ins Lumen hineinragenden Leisten sind eben so viele Längsfalten getreten, die septenartig fast bis zur Mittellinie des Darmes vorspringen. Zwischen je zweien dieser großen Falten finden sich noch zwei nur etwa halb so tiefe. Am Hinterende des Enddarmes bleibt die weite Höhlung erhalten. Jetzt ist auch die hintere Grenzlamelle verschwunden. Die Innenwände von Vorder- und Enddarm sind bereits dünn chitinisirt, eben so wie die gesammte Epidermis. Das Chitin erscheint auf Schnitten als eine Schicht von äußerst feinen radiär gestellten Stäbchen von gelber Färbung und starkem Lichtbrechungsvermögen. Die Trichoblasten haben lange Chitinborsten erzeugt, die an der Basis von einem Chitinwall scheidenartig umgeben sind, haben aber selber dabei an Größe bedeutend abgenommen. Das Herz hat sich mittlerweile erweitert und enthält jetzt zahlreiche Blutzellen. Die Körpermaße eines solchen Embryos, der ziemlich fertig ist zum Auskriechen, sind 2,8 mm Länge, 0,9 mm Breite und 0,6 mm dorsoventrale Dicke.

Bei der eben ausgeschlüpften Raupe, die noch kein Futter zu sich genommen hat, hat sich das Mitteldarmepithel abermals etwas erhöht, seine Höhe beträgt jetzt ca. 50 μ. Die Kerne liegen, wie vorher, in halber Höhe, nach innen von denselben enthält jede Zelle jetzt eine Anzahl großer Vacuolen; einzelne kleinere liegen auch in der äußeren Hälfte der Zelle. Die Kerne haben sich etwas vergrößert. Die Kryptenzellen haben die frühere Lage beibehalten und ihre Kerne sind nicht gewachsen. Der Mitteldarm stellt zu dieser Zeit noch ein ziemlich glattes Rohr dar.

Im Verlaufe der larvalen Entwicklungsperiode wächst der Mitteldarm natürlich in demselben Verhältnis wie der gesammte Körper. Die Darmepithelzellen sind verschieden hoch; die Kerne liegen stets in der Nähe der Basis; der mehr oder weniger hohe weiter innen gelegene Theil der Zellen enthält zahlreiche große Vacuolen, deren einzelne aber auch zwischen den Kernen und noch weiter nach außen liegen; an der Basis der Epithelzellen finden sich hier und da Kryptenzellen, deren Kerne kleiner sind als die der eigentlichen Epithelzellen. Umhüllt wird der gesammte Mitteldarm von einer geschlossenen, zwar dünnen, aber doch überall deutlich erkennbaren Ringmuskelschicht, der außen die einzelnen Längsmuskelstränge anliegen. Dieselben haben an Dicke wieder etwas zugenommen, ihr Querschnitt stellt eine Ellipse dar, deren Längsachse tangential zur Darmwand gerichtet ist. An einzelnen Stellen liegen in ihrem Centrum feine Hohlräume. Hier und da sieht man auf Schnitten äußerst feine hautartige Stränge zwischen je zwei Längsmuskeln. Die Gesammtheit dieser Stränge stellt wahrscheinlich ein bindegewebiges Netz dar, welches den Darm umgiebt. Ein solches ist für verschiedene Formen beobachtet worden. Sicherlich bilden aber diese Stränge keine geschlossene Membrana propria um den Darm, wie eine solche in einzelnen Fällen, z. B. von Rengel bei Hydrophilus gefunden worden ist. Einzelne derartige Stränge sind mir auch auf Querschnitten durch den Mitteldarm einer Raupe von Gastropacha Neustria aufgefallen. Bei dieser Art behält der Mitteldarm auch bei der erwachsenen Raupe die einfache Cylinderform bei; bei Lasiocampa dagegen legt sich die Darmwand im Laufe des Wachsthums der Raupe in zahlreiche unregelmäßige Längs- und Querfalten, die dazu dienen, die verdauende Oberfläche zu vergrößern.

Zusammenfassung.

Fassen wir nun die Resultate der Beobachtungen noch einmal kurz zusammen, so erhalten wir folgende Sätze:

1) Die Dotterzellen sondern sich bereits vor der Blastodermbildung von den übrigen Zellen ab; dieselben bleiben sämmtlich im Inneren des Dotters liegen und erhalten keinen Zuwachs durch Zellen, die aus dem Blastoderm in den Dotter zurückwandern.

2) Aus dem einschichtigen Keimstreif und später aus dem Mesoderm wandern einzelne Zellen, die Paracyten, in den Dotter aus, werden aber nicht zu Dotterzellen, sondern gehen sofort zu Grunde. Die Paracyten lassen sich keinem bestimmten Keimblatte zurechnen.

3) Die Bildung des Mesoderms ist bei Lepidopteren nicht an ein bestimmtes Schema gebunden, sondern erfolgt bald durch Einsenkung eines Rohres, bald durch Zellwucherung vom Boden einer Rinne aus, bald durch seitliche Überschiebung; es kommen sogar in den verschiedenen Körperregionen desselben Embryos verschiedene Formen der Mesodermbildung vor.

4) Die Blutzellen bilden sich bei Lasiocampa noch während der Mesodermbildung durch Auswanderung von Zellen aus einer vorderen medianen Mesodermanhäufung in den Dotter. Ob eine nachträgliche Vermehrung der Blutzellen durch umgewandelte Zellen aus dem Fettkörpergewebe stattfindet, konnte ich nicht feststellen.

5) Vorder- und Enddarm entstehen als Ektodermeinstülpungen, das Mitteldarmepithel aus seitlichen Zelllamellen, die von den blinden Enden des Vorder- und Enddarmes aus auf einander zuwachsen, bis sie sich jederseits in der Mitte treffen, und sich dann in Folge starken Breitenwachsthums erst ventral, dann dorsal in der Mediane vereinigen. Der Mitteldarm ist also, abgesehen von der mesodermalen Muscularis, wie Vorder- und Enddarm rein ektodermaler Natur.

Einige Bemerkungen über die Keimblätter der Insekten.

Durch die Untersuchungen mehrerer älterer Embryologen, unter denen besonders KOWALEWSKY zu nennen ist, hat sich ergeben, dass bei zahlreichen Thierformen aus den verschiedensten Metazoenstämmen sich zwei Zellschichten, die beiden primären Keimblätter, nämlich Ektoderm und Entoderm, sehr frühzeitig von einander trennen, und zwar in der Regel dadurch, dass sich an der Hohlkugel oder Blastula, die der Embryo in einem gewissen Stadium darstellt, ein Theil der Zellwand ins Innere einstülpt und so zum Entoderm wird. Das so entstandene Stadium wurde als Gastrula bezeichnet, und man glaubte, dass alle Metazoen dies Stadium durchlaufen müssten, und dass aus dem gleichen Keimblatt auch stets die gleichen Organe hervorgingen, dass also die primären Keimblätter bei allen Metazoen homolog seien. Diese Theorie von der Homologie der Keimblätter ist später auch auf das dritte Keimblatt, welches sich zwischen die beiden primären nachträglich einschiebt, übertragen worden; auch dieses, das Mesoderm, sollte im ganzen Thierreiche homolog sein. Diese Erweiterung der Theorie hat aber von vorn herein heftigen Widerspruch erfahren, die Theorie von der Homologie der beiden primären Keimblätter wurde dagegen ganz allgemein angenommen. Von ihr ausgehend stellte HAECKEL (77) den unter dem Namen der Gasträatheorie bekannt gewordenen Satz auf, dass alle Metazoen auf eine der Gastrula entsprechende gemeinsame Urform zurückzuführen seien, die er als Gasträa bezeichnete. Diese Theorie war eine Konsequenz aus dem biogenetischen Grundgesetz, nach dem die Ontogenie eine verkürzte Wiederholung der Phylogenie ist.

Auch die Gasträatheorie gewann allgemeine Verbreitung und würde auch sicherlich für die Kenntnis der Descendenz der Metazoen von der größten Bedeutung sein, wenn ihre beiden Voraussetzungen wirklich zutreffend wären, wenn nämlich thatsächlich immer ein Gastrulastadium durchlaufen würde, und wenn außerdem die primären Keimblätter immer homolog wären, d. h. immer die gleichen Organe aus sich entstehen ließen. Beide Annahmen haben sich aber namentlich dadurch, dass die Entwicklung der Insekten besser bekannt wurde, als unzutreffend erwiesen.

Wie schon in der Einleitung erwähnt, waren mehrere ältere Autoren der Ansicht, dass sich der Mitteldarm der Insekten aus Dotterzellen zusammensetzte. Diese wurden demgemäß in Übereinstimmung mit der Keimblättertheorie als das Entoderm aufgefasst und man glaubte, dass sich dasselbe durch einen mehr oder weniger stark modificirten Gastrulationsprocess vom Ektoderm trenne. Bald darauf wurde aber die Beobachtung gemacht, dass sich bei einzelnen Insekten das innere Blatt durch Invagination eines medianen Rohres bildet, und dieser Process wurde nun von HAECKEL (77) als die eigentliche Gastrulation aufgefasst, eine Anschauung, die sich zu bestätigen schien, als andere Autoren, wie GRASSI (84), KOWALEWSKY (71), HEIDER (89) u. A. konstatirten, dass sich das Mitteldarmepithel nicht aus den Dotterzellen bildet, sondern, wie sie annahmen, aus je einer vorderen und einer hinteren Entodermanlage, die dem blinden Ende des Vorder- bezw. des Enddarmes aufgelagert sei. Bedenklich war nur, dass das Mesoderm hier bei Weitem die größte Menge des eingestülpten Zellmaterials darstellt, und dass sich überhaupt nur an den beiden Enden der Gastrulationsrinne etwas Entoderm bilden sollte. KOWALEWSKY suchte diese Erscheinung so zu erklären, dass bei der großen Länge des Gastrulamundes der Entodermstreifen in der Mitte zerrissen sei, und dass desshalb hier die ursprünglich lateralen Theile der Invaginationsrinne, die, ähnlich wie bei Sagitta, das Mesoderm lieferten, sich in der Mediane vereinigt hätten. Nun war es die Frage, wie man die Dotterzellen unterbringen sollte. Als Entoderm konnte man dieselben nicht mehr auffassen, da sie sich nicht an der Darmbildung betheiligten; einem anderen Keimblatte waren sie erst recht nicht zuzurechnen, es blieb also nichts Anderes übrig, als sie als Zellen sui generis anzusehen, die unabhängig von den Keimblättern seien. Ganz außer Acht gelassen wurde der Umstand, dass sich das untere Blatt gar nicht immer, sondern, wie sich später herausgestellt hat, nur in ziemlich seltenen Fällen als eine wirkliche rohrförmige Einstülpung anlegt, und dass sogar nicht eine Spur von einer Rinne vorhanden zu sein braucht, wie das schon KOROTNEFF (85) für Gryllotalpa konstatirt hat. Eine eben solche Mesodermbildung durch bloße Ablösung der unteren Zellschicht haben später HEYMONS bei Phyllodromia und wieder bei Gryllotalpa und LÉCAILLON (98) bei Agelastica alni in der Körpermitte beobachtet.

Schon früher erhob sich nun von verschiedenen Seiten Widerspruch gegen die erwähnte Auffassung der Entstehung des Mitteldarmes aus den beiden Entodermmassen am Vorder- und Enddarm; vielmehr entstehe der Mitteldarm thatsächlich durch Wucherung von den ektodermalen Epithelien von Vorder- und Enddarm. HEYMONS (95) hat den ektodermalen Ursprung des Mitteldarmepithels zuerst genau bewiesen, und zwar für Blattiden, Grylliden und Dermapteren, später (97b) auch für Phasmiden. Zu dem gleichen Ergebnisse ist LÉCAILLON (98) bei Chrysomeliden und RABITO (98) bei Mantis gelangt, und meine Untersuchungen haben für Lasiocampa mit Sicherheit dasselbe Resultat ergeben; auch glaube ich aus dem Aussehen einiger Schnittserien von anderen Lepidopteren den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Verhältnisse bei allen Lepidopteren eben so liegen. Es ist wenigstens anzunehmen, dass durch weitere Untersuchungen, besonders auch an Mikrolepidopteren, diese Annahme noch bestätigt wird.

Man könnte nun sagen, man bezeichne jetzt die vom Vorder- und Enddarm auswachsenden Lamellen einfach als Entoderm, weil dieselben eben das Mitteldarmepithel bilden. Eine solche Bezeichnung würde allerdings dem von BRAEM (95) formulirten Begriffe des Keimblattes entsprechen, sofern man letzteres eben in rein physiologischem Sinne aufgefasst wissen will.

Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, dass dieses »Entoderm« dann aber jedenfalls bei den Insekten nicht durch eine Gastrulationserscheinung irgend welcher Art und ähnlich dem der anderen Thiere entsteht, denn die Lamellenbildung ist der Gastrulation so unähnlich wie möglich. Deutet man dagegen die Keimblätter der Insekten im herkömmlichen Sinne, so ist das Mitteldarmepithel thatsächlich rein ektodermaler Natur, der ganze Embryo wird also aus dem Ektoderm und dem von ihm abstammenden Mesoderm gebildet; das Entoderm nimmt an seinem Aufbau keinen Antheil.

Vorhanden ist dasselbe aber trotzdem. Es ist das Verdienst von Heymons, zuerst mit Sicherheit festgestellt zu haben, dass die Dotterzellen das wahre Entoderm darstellen. In diesem Punkte stimmt also die moderne Anschauung mit der jener älteren Autoren überein, die das Entoderm ebenfalls in den Dotterzellen erblickten, allerdings nur desshalb, weil diese ihrer Meinung nach das Mitteldarmepithel zu bilden hätten. Schon in seiner Arbeit über die Embryonalentwicklung der Orthopteren und Dermapteren (95) hatte Heymons die Meinung ausgesprochen, dass die Dotterzellen das Entoderm der Insekten darstellten. Bestätigt wurde diese Meinung durch die späteren Untersuchungen desselben Forschers an Campodea (97c) und Lepisma (97a). An diesen Objekten ergab sich nämlich das interessante Verhalten, dass sich hier das Mitteldarmepithel wirklich aus den Dotterzellen bildet. Bei Campodea werden alle Dotterzellen zu Darmepithelzellen, bei Lepisma geht ein Theil zu Grunde; ähnlich verhalten sich die Odonaten, die Heymons (96) ebenfalls untersucht hat. Auch nach Lécaillon (98) hat man die Dotterzellen als Entoderm aufzufassen. Die Odonaten und Lepisma bilden den Übergang von Campodea zu den bisher untersuchten höheren Insekten, bei denen das Entoderm während der Embryonalzeit vollständig zu Grunde geht. Aber die Reduktion desselben geht noch weiter. Nach Will (88) ist bei den Aphiden die Zahl der Dotterzellen gering, so dass das Entoderm hier auf einige wenige Zellen beschränkt ist. Der extremste Fall endlich liegt bei parasitischen Hymenopteren vor. Hier ist nach den Untersuchungen von Koulaguine (92) in gewissen Fällen gar kein Dotter und dem entsprechend keine Dotterzellen, mithin kein Entoderm mehr vorhanden.

Es giebt hiernach Thiere, bei denen das innere Keimblatt resp. die aus ihm in der Regel hervorgehenden Gewebe während der gesammten postembryonalen Lebensdauer fehlen, oder bei denen sogar das Entoderm niemals, nicht einmal mehr in der Embryonalzeit vorhanden ist. In derartigen Fällen pflegt also bei den Insekten das primäre äußere Keimblatt die Funktionen zu übernehmen, die für gewöhnlich dem hier fehlenden inneren Blatte eigen sind. Hiermit zeigt sich, dass ein bestimmter physiologischer Charakter den Keimblättern jedenfalls nicht innewohnt, dass vielmehr die Leistungen des Entoderms sehr wohl von indifferenten, d. h. noch nicht in bestimmter Richtung specialisirten Ektodermzellen übernommen werden können. Ließ sich ein solches Verhalten bisher für die Insekten mit Sicherheit nachweisen, so ist wohl auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass im Laufe der phylogenetischen Entwicklung Ähnliches vielleicht auch bei anderen Metazoen bereits eingetreten sein kann.

Wenn die Keimblätter an bestimmten physiologischen Merkmalen nicht zu unterscheiden sind, so ist, wie besonders schon von Braem (95) hervorgehoben wurde, es fast noch schwerer, durchgreifende morphologische Charaktere auf Grund ihrer Lage oder Bildungsweise für dieselben aufzufinden. Schon bei den Insekten kann die Bildung des Entoderms (der Dotterzellen) in der verschiedenartigsten Weise verlaufen, jedenfalls in der Regel sogar in einer Weise, die sich mit dem üblichen Schema einer Gastrulation nicht gut in Einklang bringen lässt. Auch bei anderen Thieren pflegt bekanntlich die Bildung und Differenzirung der ersten Embryonalschichten auf dem verschiedenartigsten Wege zu erfolgen, so dass es wohl kaum möglich ist diese Vorgänge stets auf ein gemeinsames Grundschema zurückzuführen.

Aus diesen Gründen kann ich auch die Annahme noch nicht für erwiesen halten, dass eine vollkommene Homologie der Keimblätter im ganzen Thierreiche existirt, und es scheint mir die Bedeutung, welche gerade die Keimblätter für die Phylogenie der Metazoen besitzen sollen, vielfach überschätzt worden zu sein.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geh. Regierungsrath Prof. Dr. F. E. Schulze für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes im zoologischen Institute der Universität Berlin, sowie Herrn Dr. Heymons für die Anregung und freundliche Förderung durch Rath und That meinen ergebensten und herzlichsten Dank auszusprechen.

Berlin, im Mai 1899.

Litteraturverzeichnis.

Ayers (84), On the development of Oecanthus niveus and its parasite Teleas. Mem. Boston Soc. nat. Hist. Vol. III. No. 7. 1884.

Balfour (80), Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von Dr. B. Vetter. Jena 1880.

Bobretzky (78), Über die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878.

BRAEM (95), Was ist ein Keimblatt? Biol. Centralbl. Bd. XV. 1895.

CHOLODKOWSKY (85), Sur la morphologie de l'appareil urinaire des lépidoptères. Archives de Biologie. Tome VI. 1885.

CHOLODKOWSKY (91), Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia (Blatta) germanica. Mém. Acad. St. Pétersbourg. (7.) Tome XXXVIII. No. 5. 1891.

DOHRN (66), Zur Embryologie der Arthropoden. Centralbl. f. d. med. Wissensch. Nr. 54. Berlin 1866.

DOHRN (76), Notizen zur Kenntnis der Insektenentwicklung. Diese Zeitschr. Bd. XXVI, 1. Heft. 1876.

GANIN (74), Über das Darmdrüsenblatt der Arthropoden. Warschauer Universitätsberichte. Bd. I. 1884. (Russisch.)

GIARDINA (98), Primi stadi embrionali della Mantis religiosa. Monit. Zool. Ital Anno 8. No. 12. 1898.

GRABER (88), Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung bei Insekten. Denkschr. Akad. d. Wiss. Bd. LV. Wien 1888.

GRABER (89), Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschr. Akad. Wiss. Bd. LVI. Wien 1889.

GRABER (90), Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten. Ebenda. Bd. LVII. Wien 1890.

GRABER (91), Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten. Ebenda. Bd. LVIII. Wien 1891.

GRASSI (84), Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Accad. Gioenia Scienz. Nat. Catania. (3.) Vol. XVIII. 1884.

HAECKEL (77), Studien zur Gasträatheorie. Jena 1877.

HATSCHEK (77), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XI. 1877.

HEIDER (89), Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. I. Theil. Jena 1889.

HEROLD (15), Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge, anatomisch u. physiologisch bearbeitet. Kassel und Marburg 1815.

O. u. R. HERTWIG (81), Die Cölomtheorie. Jena 1881.

HEYMONS (95), Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Jena 1895.

HEYMONS (96), Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abhandl. Akad. d. Wiss. Berlin. Anhang. 1896.

HEYMONS (97a), Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Diese Zeitschr. Bd. LXII, 4. Heft. 1897.

HEYMONS (97b), Über die Organisation und Entwicklung von Bacillus Rossii Fabr. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin. 1897.

HEYMONS (97c), Über die Bildung und den Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin 1897.

HEYMONS (98), Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1898.

KOROTNEFF (85), Die Embryologie der Gryllotalpa. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1888.

KORSCHELT-HEIDER (92), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1892.

KOULAGUINE (92), Notice pour servir à l'histoire du développement des hyménoptères parasites. Congrès international de Zool. 2. Session à Moscou. Part. I. 1892.

KULAGIN (98), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Platygaster. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1898.

KOWALEWSKY (71), Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. (7.) Bd. XVI. Nr. 12. 1871.

LÉCAILLON (98), Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Paris 1898.

MAYER (76), Über die Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. 1876.

NUSBAUM (88), Die Entwicklung der Keimblätter bei Meloë proscarabaeus Marsham. Biol. Centralbl. Bd. VIII. Nr. 15. 1888.

PATTEN (84), The Development of Phryganids with a preliminary note on the Development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV. 1884.

RABITO (98), Sull' origine dell' intestino medio nella Mantis religiosa. Palermo 1898.

RITTER (90), Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus. Diese Zeitschr. Bd. L, 3. Heft. 1890.

SCHÄFFER (89), Beiträge zur Histologie der Insekten. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. III. 1889.

SELVATICO (81), Sullo sviluppo embrionale dei Bombicini. Boll. Bachicoltura. Anno 8. 1881.

TICHOMIROFF (79), Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. 1879. Nr. 20.

TICHOMIROFF (82), Zur Entwicklungsgeschichte von Bombyx mori. Arb. Labor. Zool. Mus. Moskau. 1882. (Russisch.)

TICHOMIROWA (90), Zur Embryologie von Chrysopa. VIII. russ. Naturf.-Vers. St. Petersburg. 1890. Ref. im Biol. Centralbl. Bd. X. Nr. 13, 14. 1890.

TICHOMIROWA (92), Sur l'histoire du développement de Chrysopa perla. Congr. intern. d. Zool. 2. Session à Moscou. Part. I. 1892.

VERSON (97), La evoluzione del tubo intestinale nel filugello. Padova 1897.

VOELTZKOW (89a), Entwicklung im Ei von Musca vomitoria. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. IX. 1889.

VOELTZKOW (89b). Melolontha vulgaris. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. IX. 1889.

WHEELER (89), The Embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morphology. Vol. III. No. 2. 1889.

WILL (88), Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. III. 1888.

WITLACZIL (84), Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Diese Zeitschr. Bd. XL. 4. Heft. 1884.

WOODWORTH (89), Studies on the embryological development of Euvanessa Antiopa. In: The Butterflies of the Eastern United States and Canada with special reference to New-England. Cambridge 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

a, Amnion;

ah, Amnionhöhle;

am, Serosakerne in amitotischer Theilung;

azf, Amnionzellen mit Fortsätzen;

bl, Blutzellen;
bl_1, Blutzellen mit zwei Kernen;
cr, Cryptenzellen;
de, Darmepithel;
dz, Dotterzellen;
ec, Ektoderm;
ez, Ektodermzapfen;
fk, Fettkörper;
hgl, hintere Grenzlamelle;
hml, hintere Mitteldarmlamelle;
g, Gehirn;
ga, Ganglien;
gz, Ganglienzellen;
lm, Längsmuskulatur;
m, Mesoderm;
mand, Mandibel;
max_1, erste Maxille;
mu, Muskeln;
n, Nerven;
oe, Önocyten;
p_1, Paracyten vor dem Kernzerfall;
p_2, Paracyten nach dem Kernzerfall;
pr, Proctodäum;
pri, Primitivrinne des Nervensystems;
psp, Pedes spurii;
r, Rinne, die bei der Mesodermbildung auftritt;
rm, Ringmuskulatur;
rna, Rückennabel;
s, Serosa;
sn, Schlundnervensystem;
st, Stomodäum;
su, Subösophagealkörper;
sy, Dottersyncytien;
tr, Tracheen;
v, Vacuolen;
vg, mediane Verdickung der vorderen Grenzlamelle;
vgl, vordere Grenzlamelle;
vM, Vasa Malpighii;
vml, vordere Mitteldarmlamelle;
zf, Zellfortsätze am Rand der vorderen Grenzlamelle.

Tafel XXXI—XXXIV.

Der Dotter ist durch gelbe Farbe, das Ektoderm durch hellere, das Mesoderm durch dunklere graue Farbe angedeutet. Besonders differenzirte Gewebe sind je nach ihrem Aussehen im mikroskopischen Bilde heller oder dunkler angegeben.

Die Figg. 1—8 beziehen sich auf Ocneria dispar.

Fig. 1. Querschnitt durch ein ganz junges Ei vor der Blastodermbildung. Die späteren Blastodermzellen sind bereits von den späteren Dotterzellen gesondert. Vergr. 70.

Fig. 2. Die in Fig. 1 mit *z* bezeichnete innere Zelle stark vergrößert. Die Chromatinsubstanz des Kernes ist zerfallen. Vergr. 1120.

Fig. 3. Querschnitt durch einen ganz jungen einschichtigen Keimstreifen, dessen Amnion der Serosa noch dicht anliegt. Vergr. 190.

Fig. 4. Das in Fig. 3 mit *sy* bezeichnete Dottersyncytium stark vergrößert. Der Plasmakörper enthält fünf Kerne. Vergr. 725.

Fig. 5. Querschnitt durch einen etwas älteren, aber auch noch einschichtigen Keimstreifen. Vergr. 190.

Fig. 6. Querschnitt durch das Vorderende eines Keimstreifs während der Mesodermbildung. Das Mesodermrohr zeigt ein deutliches Lumen. Verg. 190.

Fig. 7. Querschnitt durch denselben Keimstreifen etwas weiter hinten. Das Lumen der Mesodermeinstülpung ist verschwunden. Vergr. 190.

Fig. 8. Querschnitt durch denselben Keimstreifen noch weiter hinten. Das Mesoderm liegt dem Ektoderm hier bereits flach an. Vergr. 190.

Die übrigen Figg. 9—37 beziehen sich auf Lasiocampa fasciatella, var. excellens.

Fig. 9. Querschnitt durch einen ganz jungen Keimstreifen, der noch kein Mesoderm besitzt. In der Mitte zeigt er eine seichte Einsenkung *r*. Vergr. 45.

Fig. 10. Einzelne Dotterzelle. Vergr. 1120.

Fig. 11. Querschnitt durch einen etwas älteren Keimstreifen. Die mediane Rinne hat sich vertieft. Vergr. 45.

Fig. 12. Querschnitt durch einen noch etwas weiter entwickelten Keimstreifen. Die mediane Rinne ist noch tiefer geworden. Vergr. 45.

Fig. 13. Theil des in Fig. 11 dargestellten Schnittes stärker vergrößert. Eine Paracyte mit noch intaktem Kerne (p_1) ist in der Auswanderung begriffen, eine andere (p_2) liegt frei im Dotter, ihr Kern ist zerfallen. Vergr. 435.

Fig. 14. Tangentialschnitt durch die Serosa mit mehreren Kernen in amitotischer Theilung (*am*). Vergr. 190.

Fig. 15. Querschnitt durch das vordere, dorsal schon geschlossene Ende eines Keimstreifs während der Bildung des Mesoderms und der Blutzellen. Vergr. 190.

Fig. 16. Querschnitt ein wenig weiter hinten; er zeigt die gleichen Erscheinungen wie der vorige, nur schwächer, und ist dorsal offen. Vergr. 190.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch das Vorderende eines Keimstreifs im gleichen Stadium, zeigt die Bildung der Blutzellen sehr deutlich. Vergr. 295.

Fig. 18. Einzelne Blutzelle. Vergr. 1120.

Fig. 19. Querschnitt durch das Hinterende eines Keimstreifs im gleichen Alter. Die Mesodermbildung erfolgt hier durch Überschiebung. Vergr. 190.

Fig. 20. Querschnitt durch das Hinterende eines etwas älteren Keimstreifs. Nur eine Mesodermzelle berührt noch die Oberfläche. Vergr. 190.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch das Hinterende eines Keimstreifs von etwa gleichem Alter. Das Mesoderm berührt die Oberfläche in einer ziemlich langen Strecke. Vergr. 190.

Figg. 22—26 stellen Sagittalschnitte durch die Anlage des Stomodäums dar. Vergr. 190.

Fig. 22. Erste Anlage des Stomodäums (*st*).

Fig. 23. Dieselbe vertieft mit seitlichen Zellfortsätzen (*zf*).

Fig. 24. Dieselbe weiter verlängert. An der Kuppe treten einzelne Zellen (*vml*) hervor.

Fig. 25. Seitlicher Schnitt mit deutlicher Mitteldarmlamelle (*vml*).

Fig. 26. Medianschnitt aus derselben Serie mit ventraler Verdickung (*vg*) der Grenzlamelle (*vgl*).

Fig. 27. Querschnitt durch das Vorderende in etwas höherem Alter. An den Seiten des Stomodäums wachsen die Mitteldarmlamellen (*vml*) aus. Vergr. 190.

Fig. 28. Querschnitt aus derselben Serie etwas weiter hinten. Die Mitteldarmlamellen sind quer getroffen. Vergr. 190.

Fig. 29. Medianschnitt durch das Hinterende eines Keimstreifs mit der Anlage des Proctodäums (*pr*). Vergr. 190.

Fig. 30. Etwas weiter seitlich gelegener Sagittalschnitt aus derselben Serie. Getroffen ist die Wand des Proctodäums mit der hinteren Mitteldarmlamelle (*hml*) und den Anlagen der beiden ersten Vasa Malpighii (*vM*). Vergr. 190.

Fig. 31. Querschnitt durch das Hinterende eines etwas älteren Keimstreifs. Das Lumen des Enddarmes zeigt einen sechseckigen Querschnitt; seitlich liegen jederseits drei Vasa Malpighii (*vM*); das übrige Körpergewebe hat sich mannigfaltig differenzirt. Vergr. 190.

Fig. 32. Querschnitt aus derselben Serie etwas weiter vorn; links ist noch ein Theil der Kuppe des Proctodäums, rechts nur die hintere Mitteldarmlamelle (*hml*) mit ihrer Mesodermbekleidung sichtbar. Vergr. 190.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch einen älteren Keimstreifen. Die Mitteldarmlamellen haben sich besonders ventral stark verlängert, der Dotterraum ist scharf gegen die Leibeshöhle abgegrenzt und hängt nur durch den Rückennabel (*rna*) noch mit dem äußeren Dotter zusammen. Vergr. 70.

Fig. 34. Lateraler Längsschnitt durch die Mitteldarmwand im gleichen Stadium. Die Mesodermbekleidung des Darmepithels (*de*) ist in Ring- (*rm*) und Längsmuskulatur (*lm*) zerfallen. *tr* Tracheenast. Vergr. 190.

Fig. 35. Querschnitt durch die geschlossene Mitteldarmwand; das Darmepithel hat sich erhöht, die Muskelschichten sind dünn geworden. Vergr. 435.

Fig. 36. Gruppe von Trichoblasten. Vergr. 190.

Fig. 37. Querschnitt durch die Mitteldarmwand eines zum Auskriechen fertigen Embryos. Die Darmepithelzellen (*de*) liegen einschichtig, abgesehen von den an ihrer Basis liegenden Kryptenzellen (*cr*). Die Ringmuskulatur hat sich weiter verdünnt, die Längsmuskulatur ist in einzelne Stränge zerfallen. Vergr. 435.

Über Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden.

Von

Guido Schneider

(Sebastopol).

Mit Tafel XXXV.

Einleitung.

Bereits im Sommer 1895 begann ich auf der Zoologischen Station des Weißen Meeres, Solowetzk, Material zu der vorliegenden Arbeit zu sammeln und publicirte einige Resultate schon im folgenden Jahre theils in den Arbeiten der Kaiserlichen Naturforschergesellschaft zu St. Petersburg (8), theils in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie (9). Darauf wurden die Arbeiten auf der finnländischen Zoologischen Station Esbo-Löfö, auf der deutschen Zoologischen Station zu Neapel und zuletzt in Sebastopol auf der biologischen Station der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften fortgesetzt. Die Untersuchungen nahmen aber leider einen langsamen Verlauf, da ich sie wegen Reisen und Amtspflichten oft unterbrechen musste, wobei etliches Material unbearbeitet verloren ging oder verdarb.

Die Aufgabe, welche ich mir dieses Mal gestellt hatte, war folgende: es lag mir vor Allem daran, mich über das Wesen der Phagocytose in Segmentalorganen zu orientiren, durch das Studium derselben an verschiedenen Annelidenspecies mit Hilfe physiologischer Injektionen und Fütterung der Thiere mit verschieden kombinirten Substanzen. Ferner wollte ich die Beziehungen zwischen den beiden Funktionen der Phagocytose und der Exkretion, so weit mir möglich, klar legen, dabei auch noch nach anderen phagocytären Organen forschen bei Species, wo ich dieselben noch nicht studirt hatte, und nebenbei neue Daten zur Beurtheilung des Wesens und der Funktion des Herzkörpers gewinnen.

Die Phagocytose in den Segmentalorganen der Anneliden wurde zuerst von E. G. Racovitza (6) gesehen, aber nicht als solche erkannt, sondern für Diapedese gehalten: »Comme les granules d'encre de sepia«, heißt es auf p. 466, »s'accumulent en abondance dans la paroi nephridiale, il est probable, que cette region offre aussi un bon terrain à la diapédèse. Cela expliquerait aussi la presence dans la nephridie de granules à charactère chloragogène.«

Darauf entdeckte Alexander Kowalevsky (3) analoge Vorgänge bei Clepsine und Euaxes. Diese und meine Untersuchungen an Oligochäten (9) ließen zuletzt keinen Zweifel übrig an der Fähigkeit gewisser, zum Bestande des Epithels der Nephridialkanäle gehörender Zellen, auf phagocytäre Weise Fremdkörper in sich aufzunehmen.

Nun entstand aber die Frage: können dieselben Zellindividuen aus dem Lumen des Nephridialcanales Fremdkörper in sich aufnehmen und gleichzeitig die Exkretionsstoffe des Körpers, die sie aus dem Blute erhalten, durch sich hindurch in das Lumen austreten lassen? und wie verhalten sich die verschiedenen Stoffe im Innern der Zelle zu einander und zu den Bestandtheilen der Zelle selbst, zu Kern, Protoplasma und Vacuolen?

Werfen wir zunächst einen Überblick über die zur Anwendung gelangten Methoden, denn diese müssen vor Allem selbst erst genau studirt werden, um Vertrauen erweckende Resultate zu liefern.

Es genügte bald nicht mehr, die in den Exkretionszellen vorgefundenen Exkretkörnchen und zur Ausscheidung gelangenden Flüssigkeiten allein zu studiren, und man begann solche leicht lösliche Substanzen den Versuchsthieren zu injiciren, die sich durch geeignete Behandlung in sichtbarer Form in den Nephridialzellen fixiren und nachweisen lassen. Seit längerer Zeit dienen indigschwefelsaures Natrium oder Indigokarmin und karminsaures Ammoniak zu experimentellen Untersuchungen über Exkretion. Beide Farbstoffe haben jedoch große Nachtheile. Das indigschwefelsaure Natrium ist in Meerwasser schwer löslich und bildet, Meeresthieren injicirt, blaue Niederschläge, die auf phagocytärem Wege aufgenommen werden und das Bild stören. Lösungen von karminsaurem Ammoniak in Seewasser sind beständiger, erfordern aber ein sorgfältiges Filtriren jedes Mal vor dem Gebrauche und haben noch den Vorzug, dass das durch ein beliebiges saures Fixirmittel gefällte Karmin sich sehr schwer wieder löst, und die Präparate vorzüglich nachgefärbt werden können, was beim Indigokarmin nicht der Fall ist. Zuverlässig hinsichtlich der zu vermeidenden Niederschläge in den lebenden Versuchsthieren sind aber beide nicht, und eben so wenig das oft angewendete Eisenpräparat, Ferrum oxydatum saccharatum, das so vorzüglich von allen Thieren vertragen wird. Das Eisen hat noch den Nachtheil, dass es schon in der Natur so weit verbreitet ist, und desshalb hielt ich es für wünschenswerth, mich nach einem andern Schwermetalle umzusehen, das sonst im Thierkörper nicht vorkommt. Meine Wahl fiel nach langen vergeblichen Versuchen auf das Uran, weil es genau unter den gleichen Umständen, wo Eisen die bekannte Berlinerblaureaktion zeigt, als braunrother Niederschlag gefällt wird. Uran ist giftig, wird aber doch von einigen Thieren sowohl in unlöslichen Verbindungen, als auch in der sehr leicht löslichen Form, als Uran-Natrium-Carbonat vertragen. Dieses letztere Salz erhielt ich durch Hinzufügen von Natriumbicarbonat zu einer Lösung von Urannitrat und Entfernung des Niederschlages durch Filtriren. Die nach mehrfachem Filtriren erhaltene hellgelbe klare Flüssigkeit enthält neben Natriumsalpeter sehr viel Uran in Lösung. Die mikrochemische Reaktion entspricht jedoch nicht den Erwartungen, welche die Reagensglasprobe zu rechtfertigen scheint, denn der durch Ferrocyankali und Säure erhaltene Niederschlag ist unter dem Mikroskop sehr hell und undeutlich.

Anilinfarbstoffe bringt man den Versuchsthieren am besten bei, indem man sie längere oder kürzere Zeit in einer Lösung des betreffenden Farbstoffes in Seewasser und darauf in reinem fließenden Seewasser hält, bis die Exkretion deutlich vor sich geht und die Würmer abblassen. Von den Anilinfarben verdient das Methylenblau Beachtung, weil es nach den von BETHE (2) erfundenen Methoden durch molybdänsaures Ammonium fixirt werden kann. Allerdings sind die damit gewonnenen Resultate immerhin mit Vorsicht aufzunehmen, wie der Vergleich mit lebenden Zellen lehrt.

Von festen Körpern gelangten bei den Injektionen chinesische Tusche, Karmin in Form der englischen Aquarellfarbe und lebende Spermatozoen von Ascidien zur Anwendung.

Eine Reihe anderer Substanzen wurde auch noch versuchsweise angewendet sowohl bei physiologischen Injektionen, als auch bei Fütterungen, aber gab keine Resultate, weil entweder die Stoffe schlecht vertragen wurden, oder mikrochemisch nicht gut aufzufinden waren.

Die oben angeführten mehr oder weniger leicht unter dem Mikroskope auffindbaren Substanzen wurden verschiedenen alten und jungen Exemplaren mehrerer Annelidenspecies durch Injektion in die Leibeshöhle oder durch Fütterung beigebracht. Von den untersuchten Species können jedoch nur diejenigen hier abgehandelt werden, die positive Resultate ergaben, d. h. wo Phagocytose in den Segmentalorganen konstatirt wurde. Denn negative Resultate können nur zu leicht durch Misslingen der Experimente bedingt sein und bedürfen genauester Nachuntersuchung an möglichst großem Materiale.

Die Species der polychäten Anneliden, an denen ich hauptsächlich experimentiren konnte, waren Arenicola marina L., Travisia forbesi Johnst., Pectinaria hyperborea Malmgr., Terebellides stroemi Sars und Polymnia nesidensis D. Ch. aus dem Weißen Meere und Arenicola claparedei Lev., Pectinaria auricoma Müll., Lanice conchilega Pall., Polymnia nebulosa Mont. und Terebellides stroemi Sars aus dem Mittelländischen Meere.

Grundzug des Baues der Annelidennephridien.

Die Segmentalorgane oder Nephridien der verschiedenen von mir untersuchten Annelidenspecies unterscheiden sich, wie wir sehen werden, recht bedeutend von einander, und zwar in der Structur der Zellen des secernirenden Epithels. Zur allgemeinen Orientirung kann man an jedem Nephridium drei Haupttheile unterscheiden: Den Trichter, das secernirende Mittelstück und den Endabschnitt oder Ausführungsgang. Letzterer ist bei den in dieser Arbeit in Betracht kommenden sedentären polychäten Anneliden sehr kurz. Am Mittelstück lässt sich bei vielen Arten, nach dem Beispiele von E. Meyer (4) noch ein Innen- und ein Außenschenkel unterscheiden, nämlich bei denen, wo das Nephridium in der Mitte umgebogen ist. Die beiden Schenkel unterscheiden sich meist histologisch von einander.

Nephridien und Herzkörper von Pectinaria.

Die größten Epithelzellen habe ich in den Nephridien der beiden Species von Pectinaria, P. hyperborea und P. auricoma, gefunden und beginne mit der Schilderung der Nephridien bei diesen Würmern, weil sie sehr typische Resultate ergaben und die Beurtheilung der Exkretionsorgane bei anderen Species, wo die Verhältnisse weniger deutlich sind, erleichtern.

Die großen dichtbewimperten Zellen enthalten eine große Menge Vacuolen, zwischen denen nur sehr wenig Protoplasma übrig bleibt. Der Kern liegt in verschiedener Höhe, bald näher der Leibeshöhle, bald nahe der Lumenoberfläche der Zelle. Das Protoplasma zwischen den Vacuolen und um den Kern herum bildet nur ganz dünne Schichten. Die Vacuolen scheinen eine etwas dickflüssige homogene Substanz zu enthalten, die sich nach Injektion oder Fütterung des Thieres mit Methylenblau lebhaft färbt und in der meist eine feste gelbe Exkretkugel frei im Centrum suspendirt ist. Fig. 1 ist nach einem frischen Präparate gezeichnet und stellt den aus einer zerrissenen Nephridienzelle ausgetretenen und kugelförmig zusammengeballten Zellinhalt dar, der im optischen Querschnitte aus acht Vacuolen besteht, in deren jeder eine gelbe Exkretkugel suspendirt ist. Das völlig erwachsene Exemplar von Pectinaria auricoma war zwei Tage in Methylenblau-Seewasser-Mischung und darauf vier Tage in reinem fließenden Seewasser gehalten worden. Nerven und Blut erwiesen sich ungefärbt, der Mitteldarm war stark blau (dort geht also die Resorption offenbar vor sich), und auch der Herzkörper erwies sich gebläut. Die Mittelstücke besonders der hinteren beiden Nephridien waren dunkelblau. Im Gegensatz zu diesem Bilde, das man am frisch zerzupften Nephridienepithel sieht, steht das Bild, das durch Konservirung mit molybdänsaurem Ammonium hervorgebracht wird. Während am frischen Objekte der ganze Inhalt der Vacuolen blau, das Protoplasma, d. h. die feinen Grenzen der Vacuolen, und die gelben Exkretkörner aber ungefärbt sind, sieht man auf Schnitten durch konservirtes Material genau das Umgekehrte: Exkretkugeln und Vacuolengrenzen sind blau, der Inhalt aber scheinbar ungefärbt. Dieser Gegensatz erklärt sich leicht dadurch, dass das den flüssigen Vacuoleninhalt färbende Methylenblau durch Einwirkung des molybdänsauren Ammoniums gefällt wird und sich auf die genannten Theile in fester Form niederschlägt. Dadurch wird das falsche Bild hervorgerufen, als färbten sich Protoplasma und Exkretkörnchen blau.

Feste Körper, wie Tusche- und Karminkörnchen, werden auf phagocytärem Wege von den Zellen des Nephridialepithels aufgenommen und zwischen den Vacuolen im Protoplasma abgelagert. An alten Thieren, wo das Protoplasma dürftig ist, sieht man es weniger deutlich, als an jungen. Fig. 2 stellt einen Querschnitt durch den Mitteltheil eines Nephridiums dar, das einem jungen Exemplare zwanzig Stunden nach einer Tuscheinjektion in die Leibeshöhle entnommen wurde. Die Zellgrenzen sind nicht mehr zu erkennen, die Kerne liegen verschieden weit von der Peripherie, und im Protoplasma, das noch sehr deutlich zu erkennen ist, sieht man Vacuolen in weit geringerer Zahl, als beim Erwachsenen. Sowohl in den Vacuolen, als auch im Protoplasma finden sich die gelben Exkretkugeln. Die injicirten Tuschekörnchen sind vom Protoplasma aufgenommen worden, ohne in die Vacuolen einzutreten. An den Cilien, die in diesem Stadium verhältnismäßig sehr lang sind, kleben Tuschekörnchen.

Eisen findet sich in den Nephridien nur in ganz geringen Spuren, wenn es als Ferrum oxydatum saccharatum in Seewasser gelöst injicirt wurde, sonst normaler Weise gar nicht, auch dann nicht, wenn die Mitteldarmzellen und der Herzkörper, wie ich das schon früher geschildert habe (8), von Eisen förmlich erfüllt sind. Das Eisen wird also normalerweise nicht durch die Nephridien ausgeschieden, sondern im Herzkörper aufgespeichert, wenn es durch den Mitteldarm mit der Nahrung aufgenommen wurde.

Im Gegensatz zu Methylenblau, das den Vacuoleninhalt färbt, färbt Indigkarmin das Protoplasma zwischen den Vacuolen. Bei genauerer Betrachtung sieht man aber, dass es in Form von Körnchen aufgenommen ist, und das beweist, dass es phagocytär als fester Körper resorbirt wurde. Wie bereits in der Einleitung gesagt wurde, löst sich Indigkarmin schwer in Seewasser und bildet leicht Niederschläge, wenn es in verdünntem Seewasser gelöst injicirt wird.

Füttert man Pectinaria mit Karminpulver, so findet man dasselbe massenhaft gelöst im Hinterdarme und ein wenig in der Leibeshöhlenflüssigkeit vollkommen gelöst. In den Nephridien färben sich, wie ich mich an lebenden Exemplaren von Pectinaria auricoma nach 13tägiger Karminfütterung überzeugen konnte, einige Vacuolen und die darin befindlichen gelben Körper blassroth.

Nephridien und Herzkörper der Terebelloiden.

Gehen wir von den Amphicteniden zu den Terebelloiden über, so finden wir Verhältnisse in der Struktur der Nephridienzellen, die sich auf den ersten Blick wesentlich von dem zu unterscheiden scheinen, was wir bei Pectinaria beobachteten. Die sekretorischen Nephridienzellen sind bei Polymnia nebulosa und nesidensis und bei Terebellides stroemi höher als breit, oft sogar lang und schmal, mit Kernen in verschiedener Höhe und großen und kleinen Vacuolen, die aber nicht in allen Zellen anzutreffen sind. EDUARD MEYER (4, p. 615) unterscheidet bei Polymnia nebulosa zwei Zellformen: »Die einen von ihnen sind schmal, cylindrisch, haben ein grobgranulirtes Protoplasma und in ihrem basalen Theile einen hellen bläschenartigen ovalen Kern, welcher mit einem oder mehreren dunklen Kernkörperchen versehen ist. In der inneren, der Lichtung des Organs zugewandten Hälfte der Zellen befindet sich eine bald größere, bald geringere Anzahl gelblicher Körnchen von krystallinischer Gestalt und verschiedener Größe — es sind die festen, geformten Ausscheidungsprodukte oder Exkretionskörperchen. Die andere Zellenform ist blasig aufgetrieben und enthält einen großen Hohlraum, dem gegenüber das spärlich vorhandene körnige Protoplasma als eine dünne, häutige Hülle erscheint; der Zellkern ist flach, dunkel gefärbt, wandständig und kann im Zellkörper eine verschiedene Lage einnehmen. In der Exkretionsvacuole liegen gewöhnlich die gleichen pigmenthaltigen Konkretionen, wie sie im Protoplasma der ersten Zellart in der Regel vorhanden sind. Im frischen Zustande ist die Vacuole mit einer klaren wasserhellen Substanz, der Exkretionsflüssigkeit, angefüllt, in welcher die krystallinischen Körnchen frei suspendirt sind.« Im Weiteren sagt E. Meyer, dass zwischen beiden Zellarten kein wesentlicher Unterschied besteht, und leitet ihr differentes Aussehen vom verschiedenen Vorwiegen der flüssigen und festen Ausscheidungsprodukte in den Zellen her. Lange schmale Zellen, »an denen keine Spur von Protoplasma zu bemerken ist«, werden für »Exkretionszellen in der Endphase ihrer Funktion« erklärt, welche von den Nachbarzellen zusammengedrückt worden sind. Hinsichtlich der Vertheilung der beiden Zellarten findet E. Meyer, dass bei den vorderen Nephridien im ganzen Innenschenkel die Zellen vorherrschen, welche nur die gelben Exkretkörperchen enthalten, im Außenschenkel aber die vacuolisirte Zellart, »welche mehr flüssige als feste Ausscheidungsprodukte liefert«. »Die ganzen Schläuche der hinteren Nephridien erinnern im Allgemeinen mehr an die Innenschenkel der vorderen, da ihr Epithel fast durchweg aus Zellen der ersten Art gebildet ist; nur gegen das distale Ende derselben zeigen sich in den Wandungen vereinzelte Vacuolen.« Ganz ähnliche Verhältnisse finde ich auch bei Polymnia nesidensis. Von den sechs Nephridienpaaren ist das vorderste durch lange Schläuche vor den übrigen ausgezeichnet. Fig. 3 zeigt ein Stück der Wand des Außenschenkels mit den zum Theil ganz riesengroßen Vacuolen, welche die benachbarten Zellen ganz zusammendrücken. In einigen von den kleineren Vacuolen und im Protoplasma finden sich gelbe Exkretkörner, und die dem Exemplar 24 Stunden vor der Konservirung in die Leibeshöhle injicirte Tusche ist von den dem Lumen zugewandten Enden sämmtlicher Zellen aufgenommen worden, ohne aber in die Vacuolen einzudringen.

Beide Schenkel des Mittelstückes erweisen sich als phagocytär, so weit das Exkretionsepithel reicht, gleichviel ob es Vacuolen oder nur Exkretkörnchen enthält.

Fig. 4 zeigt einige Zellen aus dem vacuolenfreien Innenschenkel des vordersten Nephridiums von einem noch ganz jungen Exemplare von Terebellides stroemi, dem gleichfalls Tusche 24 Stunden vor dem Tode injicirt worden war. Wir finden die Tusche hier ebenfalls in der dem Lumen zugekehrten Hälfte aller Zellen zwischen den Exkretkörnern eingelagert.

Genau so wie die vorderen, verhalten sich auch die hinteren Nephridien in Bezug auf Phagocytose. Sowohl der enge, von Vacuolen freie Anfangstheil, als auch der daran sich anschließende kurze, Vacuolen führende Abschnitt, der dem Außenschenkel entspricht, enthalten Tusche in allen ihren Zellen, oder andere in Pulverform in die Leibeshöhle eingeführte ungelöste Substanzen. Eisen fand sich bei den Terebelloiden nie in den Nephridien, sondern immer nur im Herzkörper, wenn es in löslicher Form injicirt wurde. Auch an intakten Exemplaren ist es sehr oft, wenn auch nicht immer, durch die Berlinerblaureaktion in den Herzkörperzellen nachweisbar.

Die Nephridien von Lanice conchilega sind so vorzüglich von E. Meyer beschrieben worden, dass eine allgemeine Schilderung hier überflüssig ist (vgl. 4, p. 618—625). Das Exkretionsepithel unterscheidet sich von demjenigen der übrigen Terebelloiden dadurch, dass die Zellen im Allgemeinen niedriger sind und keine Längsstreifung zeigen, wie z. B. in Fig. 3 die Nephridialzellen von Polymnia nesidensis. Die Cilien sind verhältnismäßig lang und stehen weit weniger dicht als bei den übrigen Terebelloiden.

Fig. 5 stellt einige Zellen aus der Dorsalwand eines hinteren Nephridialganges dar. Wir sehen dieselben riesigen Vacuolen, wie bei Polymnia, und gelbe Exkretkörnchen im Protoplasma. Tuschekörnchen, die dem Exemplare zusammen mit Ferrum oxydatum saccharatum 24 Stunden vor dem Tode in die Leibeshöhle injicirt worden waren, sieht man in den dem Lumen zugekehrten Theilen des Zellenprotoplasmas. Eisen wird also auch hier nicht in den Nephridien ausgeschieden.

Als Phagocyten bethätigen sich alle Zellen sowohl der Nephridialschläuche selbst, als auch der Nephridialgänge, durch welche die Nephridien gemeinsam nach außen münden. Auch die ganz flachen Zellen der Ventralwände der Nephridialgänge nehmen begierig Tuschekörnchen auf in derselben Weise, wie die übrigen Zellen des Nephridialepithels.

Nur die Zellen des Trichterabschnittes aller Nephridialschläuche und diejenigen des ganzen dritten vorderen Nephridienpaares von Lanice conchilega scheinen keine Phagocyten zu sein.

Eisen wird von den Zellen des Herzkörpers resorbirt und findet sich in deren Protoplasma nach der Berlinerblaureaktion als blaue kleine Kugeln (Fig. 6 u. 7) zwischen den grünlichgelben Kugeln verstreut, die in großer Menge den ganzen Herzkörper erfüllen. Fig. 6 stellt einen Schnitt aus einem Randzipfel, Fig. 7 einen Schnitt aus der Mitte des Herzkörpers dar. Die grünlichen Körnchen, die den Zellen des Herzkörpers charakteristisch sind, sind in beiden Figuren unnatürlich gelb wiedergegeben, um keine Verwechslung mit den blauen eisenhaltigen Körnchen zu veranlassen. Im Centrum der Fig. 7 sieht man einen dichten Haufen grünlicher Körnchen, von dem aus das Protoplasma der benachbarten Zellen grünlich infiltrirt erscheint. Solcher zu größeren Kugeln zusammengeballter grünlicher Körnchen begegnet man häufig im Herzkörper von Lanice. Über ihre vermuthliche Entstehung soll im speciellen Kapitel über den Herzkörper die Rede sein.

Die Nephridien von Arenicola.

Hinsichtlich der Ausscheidung von Eisen nehmen die Nephridien der Arenicola-Arten, wie es scheint, eine Sonderstellung unter den Nephridien der übrigen bisher besprochenen Polychätenspecies ein, denn es lässt sich nach Injektion von Ferrum oxydatum saccharatum Eisen in großer Menge in allen exkretorisch thätigen Epithelzellen der Nephridien nachweisen. Werden ungelöste Substanzen, wie Tusche oder Karmin, zugleich mit einer Lösung von Ferrum oxydatum saccharatum injicirt, so werden beide Substanzen, sowohl Eisen, als auch Tusche oder Karmin, in ein und denselben Zellen neben einander aufgefunden.

Fig. 8 stellt einen Schnitt durch den Anfangstheil (*n*) eines Nephridiums dar, von einem Exemplare von Arenicola marina, dem 48 Stunden vor dem Tode Karminpulver mit Ferrumsaccharatlösung in die Leibeshöhle injicirt worden waren. Das Blutplasma in den Blutgefäßen (*bl*) ist durch die Berlinerblaureaktion gleichmäßig blau gefärbt, und in den Nephridialzellen (*n*) sieht man Eisen und Karminkörnchen neben einander. Außerdem weist der Schnitt die in der Nähe jedes Nephridialtrichters liegende Gonade (*g*) und das damit verbundene lymphoide Organ (*lo*) auf, von dem weiterhin die Rede sein wird.

Fig. 9 stellt einen Schnitt durch eine andere Stelle desselben Nephridiums dar, und zwar bei stärkerer Vergrößerung. Getroffen ist eine Stelle, wo der mittlere, sackartig erweiterte Abschnitt des Nephridiums auf den Anfangs- oder Trichtertheil zurückgebogen erscheint. In den Zellen des Trichtertheiles (*a*), die höher sind und deutliche Geißeln aufweisen, sieht man eben so Eisen und Karmin bei einander, und zwar in der dem Lumen zugekehrten Hälfte, wie in den flacheren Zellen des Mitteltheiles (*b*), wo die Wimpern bei diesem Exemplare nicht deutlich zu sehen waren und daher in der Zeichnung fehlen. Zwischen beiden neben einander liegenden Wänden der beiden verschiedenen Abschnitte sieht man ein Blutgefäß, dessen Blutplasma, eben so wie in Fig. 8, nach der Berlinerblaureaktion bedeutenden Eisengehalt aufweist.

Ferner bemerkt man in beiden Abschnitten Leukocyten, die eben so wie die phagocytären Nephridialzellen Karmin und Eisen enthalten. Die Leukocyten im Trichtertheile haben noch deutliche Pseudopodien und Kerne (*ll*), während sie im Mitteltheile (*l*) meist ellipsoidale und kugelförmige kernlose, oder mit hellem Kerne versehene Blasen darstellen, die, mit Eisen und Karmin erfüllt, sich offenbar passiv von den Geißeln herumwirbeln lassen, und den Eindruck von abgestorbenen und absterbenden Zellen machen (vgl. E. Meyer 4, p. 648).

Durch die während 48 Stunden erfolgte sehr reichliche Aufnahme von Eisen und Karmin ist in den beschriebenen Präparaten die ursprüngliche Struktur der Zellen fast ganz verdeckt durch die Fremdstoffe. Desshalb ist Fig. 10 *A* einem Exemplare entnommen, das schon *eine* Stunde nach einer Injektion von Karminpulver, vermischt mit lebenden Spermatozoen von Polycarpa rustica, getödtet wurde. Der abgebildete Schnitt stammt aus dem Mitteltheile eines Nephridiums, ist jedoch für das ganze phagocytäre und exkretorische Nephridialepithel von Arenicola typisch. Wir sehen verschieden weit in das Lumen vorspringende mit je einer Geißel ausgestattete Zellen, deren Kerne fast alle in gleicher Höhe liegen. Das Protoplasma enthält größere und kleinere Vacuolen, von denen etliche je einen gelben Exkretkörper bergen. Solche Exkretkörper liegen aber auch zum Theil im Protoplasma selbst. Zwei Zellen haben an ihren äußersten, dem Lumen zugekehrten Enden einige Karminkörnchen aufgenommen. Die Spermatozoen von Polycarpa rustica jedoch lagen frei in der Leibeshöhle und in den Lumina der Nephridien nicht nur bei diesem Exemplare, sondern auch bei solchen, die weit längere Zeit nach der Injektion konservirt wurden. Daraus ist zu schließen, dass die fremden Spermatozoen sich im Leibe von Arenicola marina lebensfähig erhalten konnten und darum auch nicht von den Phagocyten gefressen wurden, eben so wenig wie etwa die lebenden Geschlechtsprodukte des eigenen Thieres.

Verstreicht eine längere Zeit nach der Injektion, so sammeln sich oft viele der injicirten Körnchen in kugelförmigen Vacuolen an, wie solche in Fig. 10 *B* dargestellt sind. Dem Exemplare wurde 24 Stunden vor dem Tode Karminpulver in die Leibeshöhle injicirt.

Die Nephridien von Travisia forbesi.

Hinsichtlich der Vertheilung des phagocytären und exkretorischen Epithels in den Nephridien und auch in anderen Punkten weist Travisia forbesi Besonderheiten auf, die hier erwähnt werden müssen, obgleich mir nur drei lebende Exemplare dieses interessanten, aber wegen seines intensiven knoblauchartigen Gestankes[1] unsympathischen Untersuchungsobjektes aus dem Weißen Meere zur Verfügung standen.

Die ganze Leibeshöhle der von mir untersuchten Exemplare war angefüllt von blassen, großen Zellen mit kleinen deutlichen Kernen (s. Fig. 13 u. 14 *z*), zwischen denen vereinzelte Leukocyten (Fig. 14 *l*), beladen mit Fremdkörpern, und Gruppen von Eiern oder Spermatozoen sichtbar wurden.

Von Nephridien konnte ich zehn Paare konstatiren, die sich nicht wesentlich von einander unterscheiden. Auf den Trichter folgt der Innenschenkel, der mit scharfer Biegung in den Außenschenkel übergeht. Phagocytär ist nur das Epithel des Innenschenkels. Fig. 11 zeigt uns ein Stück der Wand eines Nephridieninnenschenkels (*n*), dem nach außen ein Blutgefäß (*bl*) und ein Haufe von Spermatozoen (*sp*) aufsitzen. Dem Exemplare war 24 Stunden vor der Tödtung Tusche in die Leibeshöhle injicirt worden. In den Zellen des Nephridialepithels sehen wir, eben so wie bei den übrigen polychäten Anneliden, gelbe Exkretkörner, die zum Theil noch in Protoplasma liegen, zum Theil aber schon in Vacuolen enthalten sind. Die phagocytär aufgenommenen Tuschekörnchen finden sich zumeist in der dem Lumen zugekehrten Hälfte, einzelne jedoch sind tiefer, sogar bis hinter den Zellkern vorgedrungen. Die starken Geißeln erinnern an die entsprechenden Gebilde von Arenicola.

Ein ganz anderes Bild erhalten wir vom Außenschenkel. Hier fehlen, wie wir an Fig. 12 sehen, die nach einem Schnitte aus demselben Exemplare, von dem bisher die Rede war, gezeichnet wurde, in den Zellen sowohl die Exkretkugeln, als auch die Tuschekörnchen. Anstatt dessen sehen wir bloß mit Flüssigkeit gefüllte Vacuolen. Nur eine Zelle zeichnet sich durch gewaltige Größe aus und komprimirt deutlich die anliegenden Zellen. Solcher enorm erweiterter Zellen findet man nur ganz wenige in den Nephridien überhaupt. Ihr Inhalt besteht aus einer feinkörnigen Substanz, in der der geschrumpfte Kern, mit einem Rest von Protoplasma umgeben, eingebettet ist. Es findet also auch hier statt, was schon E. Meyer für die Nephridien der Terebelloiden feststellt, dass nämlich »die Bildung der festen Ausscheidungsprodukte im Innenschenkel, die der flüssigen dagegen im Außenschenkel vorherrschend sind« (vgl. 4, p. 647). Es kommen aber bei Travisia forbesi noch die großen absterbenden Zellen des Außenschenkels in Betracht (Fig. 12), die wir soeben erwähnten, als ein Element, das in den Nephridien der übrigen Anneliden, so viel ich weiß, noch nicht beobachtet worden ist. Sie liefern wahrscheinlich einen Schleim, der das Thier beim Wühlen im Meeresboden unterstützt.

---

[1] Vgl. Ergebnisse der Hamburger Magalhäenischen Sammelreise. 1. Lief. 1896. Reisebericht von Dr. MICHAELSEN. p. 10. »Besonders auffallend war mir eine Travisia, ihres auffallenden Geruches wegen.«

Lymphoide Organe.

Die lymphoiden Organe, d. h. jene phagocytären Organe, die die Leukocyten entstehen lassen und modificirte Theile des Peritonealepithels sind, zeigen bei den sedentären Polychäten eine große Konstanz, so dass man sie, so weit ich sie bisher kenne, in einem Kapitel zusammen beschreiben kann. Sie zerfallen in zwei Gruppen: erstens die schon von E. Meyer (4, p. 643) beschriebenen »Lymphkörperdrüsen oder Bildungsstätten der lymphoiden Zellen« und zweitens die Peritonealumhüllung der Blutgefäße, die bei einigen Arten nachgewiesenermaßen phagocytär ist und in diesem Falle vielleicht auch freie Phagocyten liefert. Letzteres ist aber noch unbewiesen, und wenn ich die zweite Gruppe trotzdem zu den lymphoiden Organen zähle, so geschieht es desshalb, weil ich auch hier Ablösung von Zellen und Entstehung freier Phagocyten für recht wahrscheinlich halte, nicht aber um den Begriff »lymphoide Organe« zu erweitern (vgl. 10, p. 399).

Besonders deutlich kann man diese beiden Gruppen lymphoider Organe bei Travisia forbesi erkennen, weil hier die phagocytären Peritonealepithelzellen eine außerordentlich weite Verbreitung im

Körper haben und, wie mir scheint, alle in die Leibeshöhle vorspringenden Blutgefäße bekleiden.

In Fig. 13 ist ein Theil eines Querschnittes durch ein Exemplar von Travisia forbesi wiedergegeben, dem 24 Stunden vor der Konservirung Karminpulver injicirt worden war. Zu sehen sind in dieser Zeichnung die schrägdurchschnittenen Innen- und Außenschenkel eines Nephridiums (*n* und *n'*), umgeben von den bereits erwähnten klaren Zellen mit kleinen dunklen Kernen (*z*), die die Leibeshöhle ausfüllen. Über dem Nephridium liegt eine Schicht Muskelfasern (*m*), die die Nierenkammer nach oben von der übrigen Leibeshöhle abgrenzt, und diesen Muskelfasern aufsitzend sehen wir einen Theil des zum Trichter dieses Nephridiums gehörenden lymphoiden Organs (*lo*), oder die »Lymphkörperdrüse« nach E. MEYER (4). Solche lymphoide Organe finden sich je eines bei jedem Nephridium: also zehn Paare im Ganzen.

In Fig. 8 ist das homologe Organ von Arenicola marina abgebildet. Der Gonade (*g*) dicht anliegend sehen wir gegen den Trichtereingang hin ein lymphoides Organ (*lo*) sich erstrecken, dessen Zellen Karmin und Eisen aufgenommen haben. Gleich der Gonade sitzt es hier dem Trichterabschnitte des Nephridiums dicht auf.

In Fig. 11 sehen wir einen anderen Theil eines Querschnittes von einem Nephridium (*n*) von Travisia forbesi im Zusammenhang mit einem lymphoiden Organe (*bl*). Letzteres ist aber nichts weiter, als ein Blutgefäß, dessen aus großen drüsenartigen Phagocyten bestehender Peritonealüberzug das phagocytäre Organ darstellt, und das hier an den Innenschenkel des Nephridiums herantritt. Die jedem Nephridium zukommende typische Lymphkörperdrüse ist in diesem Schnitte nicht getroffen worden und eben so wenig die Gonade. Der Spermatozoenhaufen (*sp*) hängt nur zufällig dem Nephridienschenkel an. In den das Blutgefäß (*bl*) bedeckenden Phagocyten sieht man große und kleine Tuschekörner in regelloser Anordnung aufgehäuft.

In Fig. 14 ist der Querschnitt eines in der vorderen Hälfte der Leibeshöhle verlaufenden kleinen Gefäßes dargestellt, dessen Wand ebenfalls aus großen, großwabigen Zellen gebildet ist, die durchaus wie Chloragogenzellen aussehen, ein gelbes Pigment in Form von Körnern führen und ungelöstes Karmin aufgenommen haben. In der Umgebung liegen in großer Menge die klaren, strukturlosen Lymphzellen (*z*), von denen fünf gezeichnet sind, und zwischen ihnen kleine phagocytäre Leukocyten.

In Fig. 15 ist ein Schnitt durch die ventrale Wand des Enddarmes mit dem ventralen Mesenterium, dem subintestinalen Blutgefäße, davon abgehenden Seitenzweigen und lappenartigen Anhängen gezeichnet worden. Die Zellen der Peritonealumkleidung der Blutgefäße und der Anhänge haben reichlich Karmin offenbar phagocytär aufgenommen.

Es fungiren also bei Travisia forbesi Zellen, die den Chloragogenzellen der Oligochäten ihrem Inhalte und zum Theil wohl auch ihrer Lage nach entsprechen, noch als Phagocyten, während sie bei den Oligochäten, so weit bisher bekannt ist, nur der Aufnahme gelöster Substanzen, der Aufspeicherung von Reservenahrung und Abgabe derselben in flüssigem Zustande an das Blut oder die Leibeshöhlenflüssigkeit dienen. Ganz dasselbe sehen wir bei Arenicola. Auch bei Arenicola sind die Hauptstämme, z. B. das Herz (Fig. 16) nebst den davon abgehenden Gefäßen mit hohen drüsigen Zellen besetzt, welche an die Chloragogenzellen der Oligochäten erinnern und dennoch phagocytäre Fähigkeiten, wie bei Travisia, besitzen. Bei keiner der übrigen bisher von mir untersuchten Polychätenspecies habe ich mit Sicherheit eine ähnliche Erscheinung feststellen können und muss daher vorläufig annehmen, dass bei Pectinaria und den Terebelloiden die zweite Form lymphoider Organe fehlt, nämlich die bei Arenicola und Travisia beobachteten phagocytären, chloragogenzellenartigen Peritonealüberzüge der Blutgefäße.

Der Herzkörper.

Über den Herzkörper, seinen Bau und seine vermuthliche Funktion ist kürzlich eine ausführliche Arbeit von James L. Picton (5) erschienen, in der auch meiner vorläufigen Mittheilung über das Vorkommen von Eisen in den Herzkörpern von Terebellides stroemi und Pectinaria Erwähnung geschieht (8). Seither habe ich nun gefunden, dass auch die übrigen Species der Terebelloiden und Amphicteniden, an denen ich die Funktion der Nephridien und phagocytären Organe untersucht habe, Eisen im Herzkörper enthalten. Bei intakten Exemplaren zeigte die Berlinerblaureaktion häufig, wenn auch nicht jedes Mal, Eisen in den Herzkörperzellen, das sich in rundlichen Körnchen findet, die sich intensiv bläuen und zwischen den grüngelben zerstreut sind, wie Figg. 6 u. 7 von Lanice conchilega zeigen. Die größten Ansammlungen von Eisen fand ich jedoch bei Pectinaria hyperborea, wo alle übrigen Theile der Herzkörperzellen derart von den eisenhaltigen Körnchen verdeckt sind, dass man oft nur den Kern innerhalb einer blauen Körnchenmasse erkennen kann.

Von den übrigen durch Injektion und Fütterung den Polychäten beigebrachten gelösten oder ungelösten Substanzen gelang es mir nicht eine Spur in den Herzkörperzellen zu entdecken mit alleiniger Ausnahme von Methylenblau, wovon ich nach zweitägiger Fütterung eine beträchtliche Menge im Herzkörper von Pectinaria antraf. Über das Vorkommen von Methylenblau bei Audouinia filigera wird weiter unten die Rede sein.

Wegen der großen Ähnlichkeit der Herzkörperzellen mit den Chloragogenzellen der Oligochäten müsste man annehmen, dass auch andere leichtlösliche Farbstoffe, z. B. Indigokarmin, von ihnen, eben so wie von den Chloragogenzellen, aufgenommen werden. Indigokarmin ist nun aber, wie wir früher sahen, in Seewasser nicht leicht löslich und kann daher dem Herzkörper höchstens eine grünliche Färbung verleihen, die er meistens schon von Natur hat. So besagt das Nichtgelingen des Experimentes noch nicht, dass Indigokarmin überhaupt nicht aufgenommen wird.

Meiner Ansicht nach hat Picton (5, p. 295) Recht, wenn er im Anschluss an meinen Vergleich der Chloragogenzellen mit Leberzellen (9) den Vergleich noch weiter auf die Herzkörperzellen ausdehnt, indem er in Bezug auf die letzteren hinzufügt: »The analogy with the liver of Vertebrates is emphasised when the chloragogen is in the form of a heart-body; it is then situated in the stream of blood from the alimentary to the respiratory organs — in the portal blood, in fact; and it is reasonable to conclude that its functions play a similar part in the economy of the worm to that undertaken by the liver in as far as the latter may be regarded as a ductless gland.« Es will mir nämlich scheinen, dass die grünlichgelben, die eisenhaltigen und andere Körnchen in den Herzkörperzellen nichts Anderes als aufgespeicherte Reservenahrung sind, eben so wie die fetthaltigen Körnchen, die sich durch Osmiumsäure schwarz färben, und dass alle diese Körnchen, eben so wie in den Chloragogenzellen, direkt von dem Protoplasma gebildet werden aus flüssigen Substanzen, die aus dem Blute bezogen werden. Das Aussehen und gegenseitige Verhältnis der Körnchen bei verschiedenen Individuen ist nämlich ungleich, was aus verschiedenen Ernährungszuständen erklärt werden kann. Auch die Farbe der Herzkörper wechselt bei derselben Art.

Ich kann nun aber nicht verstehen, wie Picton (5) bei Besprechung des Herzkörpers von Audouinia filigera hinsichtlich der Entstehung der Zellengranulation zu einer ganz abweichenden Ansicht kommt. Er beschreibt im Herzkörper von Audouinia filigera Hohlräume, in denen sich meist ein bis acht runde oder haferkornförmige Körper (oat-shaped bodies) befinden. An diesen merkwürdigen Gebilden beschreibt Picton eine Art von Entwicklungsstadien, die etwa an die Sporenbildung einzelliger Parasiten erinnern kann. Anstatt nun wirklich selbständige Wesen in ihnen zu erblicken, lässt Picton den Inhalt eventuell austreten »into the ground-work, where it undergoes a transformation which gives rise to the rich granulation that characterises the heart-body« (p. 275 l. c.). Ich sehe nicht ein, warum die Granulation auf diesem seltsamen Wege entstehen sollte, da sie doch bei allen Anneliden vorkommt, bald im Herzkörper, bald in Chloragogenzellen, und zwar bei Arten, welche jene »oat-shaped bodies« nicht besitzen. Es kommen ja wohl auch sonst Parasiten, z. B. in den Chloragogenzellen von Regenwürmern vor (9, p. 387), aber Niemand wird sie für die Bildung von Körnchen oder Granula verantwortlich machen wollen. Die Lage des Herzkörpers mitten im Blutstrome, der von den Verdauungsorganen, die der Infektion leicht zugänglich sind, zu den Athmungsorganen führt, zwingt zur Annahme, dass hier Infektionskeime am ehesten sich entfalten können, gleich wie in der Leber der Vertebraten.

Ich habe in Neapel gleichfalls Gelegenheit gehabt, die von Picton bei Audouinia filigera beschriebenen oat-shaped bodies zu untersuchen, und bin zur Annahme geneigt, dass sie in der That Entwicklungsstadien eines Parasiten sind. Sie sind es auch, welche sich nach Injektion von Methylenblau in die Leibeshöhle von Audouinia blau färben und daher bei flüchtiger Betrachtung den Schein erwecken, als werde diese Farbe vom Herzkörper selbst absorbirt. An Schnitten durch Exemplare, die mit Methylenblau injicirt und nach der Betheschen Methode mit molybdänsaurem Ammonium fixirt waren, fand ich die Herzkörperzellen ungefärbt, die vermuthlichen Parasiten aber tiefblau.

Eisen wird in derselben Weise im Herzkörper von Audouinia filigera deponirt, wie bei den Terebelloiden, und wie ich in den Figg. 6 und 7 aus Schnitten von Lanice conchilega dargestellt habe, d. h. in spärlich zerstreuten Körnchen oder Kügelchen.

Des Zusammenhanges wegen wurden die Figg. 6 und 7 bereits unter dem Kapitel »Nephridien und Herzkörper der Terebelloiden« kurz beschrieben und in Fig. 7 wurde die dichte Ansammlung von grüngelben Körnchen hervorgehoben, von welcher aus eine grüngelbe

Infiltration der umliegenden Zellen stattfindet. Derartige Ansammlungen kommen besonders in den centralen Theilen des Herzkörpers oft vor und scheinen kein Ort für Granulabildung zu sein, sondern im Gegentheil durch den Tod einer Zelle hervorgerufen zu werden. Bei den Oligochäten reißen sich oft Chloragogenzellen los, treiben eine Zeit lang passiv im Lymphstrome, gerathen entweder in ein phagocytäres Organ (vgl. 9, Fig. 5 *ct*), oder werden von vagirenden Phagocyten (Leukocyten) angefallen und vertilgt. Stirbt dagegen eine Herzkörperzelle ab, besonders im Centrum des Herzkörpers, so muss man annehmen, dass sie durch den Druck ihrer lebenden Nachbarzellen zusammengepresst und zuletzt sammt ihrem sich verflüssigenden Inhalte aufgesogen wird. Absterbende Zellen der Randzone werden wahrscheinlich vom Blutstrome ergriffen und fortgeführt werden.

Allgemeines.

Fassen wir die Resultate meiner Untersuchungen über die Funktionen der Annelidennephridien zusammen, so ergiebt sich, dass die Nephridialzellen sehr vieler Ordnungen Phagocyten sind, dass aber die Phagocytose in den Nephridien der Anneliden keine allgemeine Verbreitung zu besitzen scheint, denn bei den Perichäten unter den Regenwürmern und bei vielen Polychäten habe ich noch keine Phagocytose in den Nephridien nachweisen können. Das beweist aber allerdings noch nicht, dass sie dort nicht vorkommen kann. Ferner zeigt die Untersuchung der Polychäten deutlich, dass gerade die am meisten exkretorisch thätigen Zellen, d. h. diejenigen, welche außer der in Vacuolen eingeschlossenen Flüssigkeit auch noch feste Exkrete (oder ausschließlich letztere) in Form kleiner kugelförmiger Körper abgeben, auch am meisten sich an der Phagocytose betheiligen. Das sind nämlich die Zellen der Innenschenkel der Nephridien. Bei Travisia sind sogar nur die Zellen der Innenschenkel phagocytär, nicht aber die der Außenschenkel der Nephridien.

Wie bei den Polychäten, so kann auch bei den limicolen Oligochäten von einem Innen- und Außenschenkel geredet werden. Der Innenschenkel der Polychäten entspricht demjenigen Abschnitte des Nephridiums der Limicolen, dem ich in meiner früheren Arbeit den Namen Filter gegeben habe, und der allein Phagocyten enthält (9, Taf. XVIII Fig. 17). Vermuthlich besorgt auch dieser Abschnitt hauptsächlich die Exkretion, während der nicht phagocytäre, von mir Ausführungsgang genannte Abschnitt, dem Außenschenkel vergleichbar ist. Sogar auf die terricolen Oligochäten lässt sich der

Vergleich noch ausdehnen, obgleich hier eine bedeutend weitere Differenzirung Platz gegriffen hat und jedes Nephridium, wie bekannt, bei den Lumbriciden z. B. in eine ganze Reihe von verschieden gebaute und daher wohl auch verschieden funktionirende Abschnitte zerfällt. Hinsichtlich der genaueren Beschreibung verweise ich auf die Arbeit von W. B. Benham (1) und will hier nur kurz des Vergleiches wegen einige Punkte rekapituliren. Auf den Trichter folgt ein ganz enger Kanal aus blassen Röhrenzellen bestehend, über dessen Funktion sich nichts Bestimmtes aussagen lässt. An diesen engen Kanal schließt sich ein etwas weiterer an, dessen Zellen phagocytär sind, und den ich als »Mittelstück« in meiner oben genannten Arbeit (9) mehrfach erwähnt und abgebildet habe, besonders mit Bezug auf die phagocytär von seinen Zellen aufgenommenen Fremdkörper. Es ist nun aber auch schon lange bekannt, dass eben dieser Abschnitt auch die festen Exkrete der Nephridien liefert. W. B. Benham (1, p. 305) sagt von ihm: »In the living state this middle tube has a brownish, semiopaque appearence, and cilia can be seen actively moving within; under a high power small pale yellowish spherules can be seen in the protoplasm of the cells (fig. 11), and it is to these spherules that this middle tube owes its opacity.« Dieselben Körperchen findet Benham auch im Lumen dieses Abschnittes, wohin sie also offenbar ausgeschieden werden.

Der nächste bedeutend weitere Abschnitt ist nur ganz im Anfang phagocytär, scheidet zwar auch noch feste Exkretkörnchen aus, enthält aber dabei stark vacuolisirte Zellen (9, Fig. 15), die vermuthlich neben den festen auch schon flüssige Produkte ausscheiden. Während also der vorhergehende Abschnitt sich durch seine phagocytären und exkretorischen Eigenschaften physiologisch dem Innenschenkel der Polychäten vergleichen lässt, so ist dieser letztere Abschnitt schon mehr dem Außenschenkel analog zu betrachten; er mündet durch den muskulären Abschnitt, der wahrscheinlich keine Exkrete liefert, nach außen. Feste Körper werden also, wie wir gesehen haben, entweder von allen Zellen beider exkretorischen Abschnitte der Nephridien phagocytär aufgenommen, z. B. bei Pectinaria, Terebelloiden und Arenicola, oder nur von den Zellen des Innenschenkels, wie bei Travisia und den Oligochäten. Die Scheidung in Innen- und Außenschenkel ist bei Arenicola übrigens nicht deutlich erkennbar.

Hinsichtlich der Ausscheidung künstlich durch Injektion oder Fütterung beigebrachter leichtlöslicher Stoffe hat sich ergeben, dass dieselben Zellen, welche Fremdkörper phagocytär aufnehmen und feste und flüssige Exkrete ausscheiden auch gelösten Karmin durch sich hindurch passiren lassen. Das zeigen die Versuche mit Injektion und Fütterung von karminsaurem Ammoniak und besonders deutlich der oben (p. 502) erwähnte Fütterungsversuch bei Pectinaria.

Die Versuche an Oligochäten hielt ich bisher noch nicht für einwandfrei, weil der Ammoniakkarmin, den ich früher anwandte, leicht Niederschläge giebt, die phagocytär aufgenommen werden können. Aber bei einem so günstigen Objekte, wie Pectinaria, wo man durch Zerzupfen Theile lebender Nephridienzellen isoliren kann, habe ich mich vollkommen überzeugt, dass Karmin gelöst durch die Nephridien ausgeschieden wird.

Karminsaures Ammoniak wird sowohl bei den Oligochäten, als auch bei den Polychäten in allen Phagocyten gefunden. Nicht so das Eisen. Nach Injektion von Ferrum oxydatum saccharatum fand ich bei Pectinaria nur ganz geringe Spuren, bei den Terebelloiden niemals Eisen in den Nephridien, sondern nur im Herzkörper. Arenicola und die Lumbriciden (Travisia hat leider keine Eiseninjektion erhalten können) enthalten dagegen unter sonst gleichen Umständen massenhaft Eisen in den Zellen ihrer phagocytären Nephridienabschnitte. Ich habe früher gezweifelt, dass das Eisen in den genannten Nephridienabschnitten nach außen ins Lumen ausgeschieden wird, und in Erwägung gezogen, dass es vielleicht in der Leibeshöhle ausgefällt und dann phagocytär aufgenommen sein könnte. Das Nichtvorkommen von Eisen in den Phagocyten der Nephridien von Terebelloiden und, man kann auch sagen, von Pectinaria (da es hier nur in ganz schwachen Spuren auftritt, die einen Irrthum nicht ausschließen) beweist aber, dass es in der Regel nicht auf phagocytäre Weise in die Nephridienzellen gelangt, sondern höchst wahrscheinlich, dort wo es vorkommt, gelöst ausgeschieden wird. Es müsste denn sonst in allen Phagocyten zu finden sein, die sonst alle festen todten Körnchen, welche in ihre Nähe kommen, in sich aufnehmen und gar nicht wählerisch sind.

Da das Eisen schon in der Natur so weit verbreitet ist, versuchte ich anstatt seiner die in der Einleitung beschriebene Uranlösung zu injiciren. Die Versuche sind bisher nur an Lumbriciden der Gattung Allolobophora gemacht worden. Bei Behandlung der Schnitte mit einer Mischung von Pikrinschwefelsäure und 4%iger Lösung von Ferrocyankalium zu gleichen Theilen bräunte sich der distale nichtphagocytäre Theil des exkretorischen Abschnittes, doch fand ich den bräunlichen Niederschlag nicht in den Zellen, so dass ich nur sagen kann, dass auch Uran durch die Nephridien ausgeschieden wird, aber nicht sicher angeben kann, durch welchen Abschnitt.

Übrigens wird normaler Weise Eisen nie in den Segmentalorganen gefunden, wenn es nicht im Überschusse dem Wurme durch Injektion beigebracht worden war. Es wird offenbar durch den Darm nicht mehr Eisen aufgenommen, als der Körper braucht und vorräthig in den Chloragogenzellen, resp. Herzkörperzellen aufspeichern kann.

Hinsichtlich des normalen Modus der Sekretion durch die Nephridienzellen komme ich zu denselben Resultaten, wie sie Ph. Schoppe (11, p. 436) in folgenden Worten ausspricht: »Die Harnkügelchen treten im ganzen Zellleibe auf; der Kern ist direkt in keiner Weise betheiligt. Die secernirende Zelle geht nicht, wie bisher angenommen wurde, zu Grunde. Das Sekret wandert aus der Zelle aus, vielleicht unter Mitnahme eines Theiles des Protoplasmas; der etwaige dadurch entstehende Verlust wird durch Ergänzung des noch Vorhandenen ausgeglichen. Ein Alterniren der verschiedenen Nierentheile ist darum nicht unbedingt nothwendig.« Solch ein Alterniren scheint bei den Anneliden, eben so wie bei den Vertebraten, ausgeschlossen zu sein. Auch die einzelnen Zellen, welche feste Exkretionskörnchen bilden, scheinen ohne Pause zu secerniren. Nur diejenigen Zellen, besonders im Außenschenkel, welche oft so große Flüssigkeitsansammlungen aufweisen, dass die Nachbarzellen ganz durch sie komprimirt werden, scheinen mit den erwähnten Nachbarzellen zu alterniren. E. Meyer (4, p. 615) lässt die Frage offen, ob sich diese zusammengedrückten Zellen regeneriren können, oder ob sie zu Grunde gehen. Ich meine, sie funktioniren weiter, weil ihre Kerne durchaus keine Anzeichen von Degeneration aufweisen und ihr Protoplasma Fremdkörper phagocytär aufnimmt.

Die Ausstoßung der festen Exkretkörner scheint ein ganz merkwürdig komplicirter Vorgang zu sein. Dieselben Zellen, welche die festen Exkrete liefern, sind, wie wir gesehen haben, meist zugleich Phagocyten. Injicirt man ein Pulver in die Leibeshöhle, so füllen sich in kurzer Zeit alle diese Zellen mit Fremdkörpern, die weit in das Innere eindringen, Anfangs jedoch an den dem Lumen zugekehrten Enden der Zellen bemerkt werden. Das deutet auf bedeutende Protoplasmaströmungen hin, die in den Zellen stattfinden müssen, aber wegen der Kleinheit des Objektes bisher noch nicht im Leben betrachtet werden konnten. Ferner muss ein reger Austausch von Stoffen zwischen dem Lumen des Nephridialkanales und dem Innern der Zellen stattfinden — ein mehrfaches Ein- und Austreten von Stoffen, ähnlich wie es ADOLF SCHMIDT (vgl. 7 und 10) in der Wirbelthierniere vermuthet hat. In wie weit dabei Pseudopodien gebildet werden, ist schwer zu entscheiden, da sie sich nicht sehr von den Cilien und Geißeln auf Schnitten unterscheiden werden und möglicherweise sogar mit ihnen identisch sind. Es kann eben sein und ist recht wahrscheinlich, dass Cilien, an denen Fremdkörper kleben, eingezogen werden. Man sieht recht oft Cilien in allen möglichen Verkrümmungen und Knickungen mit daran haftenden Tusche- oder Karminkörnchen.

Die lymphoiden Organe der Polychäten und Oligochäten gleichen einander nur in einem Punkte: darin nämlich, dass sie sowohl bei den polychäten, als auch bei den oligochäten Anneliden nichts Anderes als modificirtes Peritonealepithel sind. Die physiologischen Leistungen sind die gleichen, aber an eine Homologie ist nicht zu denken. Es sind ja nicht einmal die lymphoiden Organe der einzelnen Oligochätenfamilien unter einander homolog (vgl. 9). Unter den Polychäten sehen wir dagegen eine Art lymphoider Organe weit verbreitet. Das sind die von E. MEYER (4) so benannten Lymphkörperdrüsen. Durch ihre weite Verbreitung, Konstanz und nahe Beziehung zu den Gonaden machen diese Lymphkörperdrüsen den Eindruck morphologisch alter Gebilde, während alle übrigen lymphoiden Organe der Anneliden cänogenetisch zu sein scheinen.

Interessant sind die phagocytären Eigenschaften der Chloragogenzellen bei Travisia und Arenicola und erfordern noch weitere Untersuchungen an nahestehenden Annelidengruppen. Bei den echten Chloragogenzellen der Oligochäten habe ich niemals Phagocytose beobachtet. Sie fallen, wenn sie von ihrer Anheftungsstelle einmal losgerissen worden sind, der Vernichtung anheim. Bei Arenicola und Travisia dürften die chloragogenzellenartigen Phagocyten zu Wanderphagocyten werden können, eben so wie die gleichfalls dem Peritonealepithel entstammenden Leukocyten. Es lässt sich nämlich nicht annehmen, dass sie, wenn sie einmal von ihrer Anheftungsstelle sich losgerissen haben, ihre phagocytäre Natur sofort verlieren und absterben. Gewiss sind sie im Stande eine vielleicht kurze Zeit als freie Phagocyten in der Leibeshöhle zu existiren.

Am meisten scheinen den Chloragogenzellen der Oligochäten die Zellen des Herzkörpers analog zu sein, doch konnte leider bisher noch nicht festgestellt werden, ob sie nicht auch phagocytär sind, da es nicht gelang, ungelöste Stoffe in Pulverform in die Blutbahn solcher Anneliden mit Herzkörper zu bringen.

Meinem hochverehrten Chef und Lehrer Herrn Geheimrath A. Kowalevsky und den Herren Professoren J. A. Palmén und W. M. Schimkewitsch spreche ich hier zum Schluss meinen verbindlichsten Dank aus für Erwirkung von Arbeitsplätzen auf den Zoologischen Stationen zu Neapel, Esbo-Löfö und Solowetzk. Herrn Dr. S. Lo Bianco in Neapel bin ich noch besonders dankbar für Beschaffung des zur vorliegenden Arbeit verbrauchten, sehr umfangreichen Annelidenmaterials.

Sebastopol, im Mai 1899.

Litteratur.

1. W. B. Benham, The Nephridium of Lumbricus and its Bloodsupply; with Remarks on the Nephridia in other Chaetopoda. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXII. p. 293—334. 1891.
2. A. Bethe, Eine neue Methode der Methylenblaufixation. Anat. Anz. Bd. XII. p. 438—446. 1896.
3. A. Kowalevsky, Études biologiques sur les Clepsines. Mémoires de l'Académie Imp. des Sc. St. Pétersbourg. Sér. VIII. Vol. V. No. 3. 1897.
4. Eduard Meyer, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mittheil. aus der Zool. Stat. zu Neapel. Bd. VII. p. 592—741. 1887.
5. J. L. Picton, On the Heart-body and Coelomic Fluid of certain Polychaeta. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLI. p. 263—302. 1898.
6. E. G. Racowitza, Sur le rôle des Amibocytes chez les Annelides polychètes. Compt. rendus hebd. de l'Académie des Sc. Paris. Vol. CXX. p. 464—467. 1895.
7. A. Schmidt, Zur Physiologie der Niere. Pflüger's Archiv. Bd. XLVIII. 1891.
8. Guido Schneider, Über die Segmentalorgane und den Herzkörper einiger Polychäten. Arb. d. Kaiserl. Naturf. Ges. St. Petersburg. Bd. XXVII. 1897.
9. —— Über phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. Diese Zeitschr. Bd. LXI. p. 363—392. 1896.
10. —— Über die Niere und die Abdominalporen von Squatina angelus. Anat. Anz. Bd. XIII. p. 393—401. 1897.
11. Ph. Schoppe, Die Harnkügelchen bei Wirbellosen und Wirbelthieren. Anat. Hefte von Merkel u. Bonnet. Bd. VII. p. 407—439. 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXV.

Fig. 1. Von Pectinaria auricoma, zwei Tage in Methylenblau-Seewasserlösung und darauf vier Tage in reinem, fließenden Seewasser gehalten. Stück einer zerzupften Nephridienzelle. Blau ist der Inhalt der Vacuolen, gelb sind die Exkretkörnchen gezeichnet. Vergr. ca. 700/1.

Fig. 2. Von einer jungen Pectinaria auricoma, die 20 Stunden nach einer Tuscheinjektion in die Leibeshöhle getödtet wurde, Schnitt durch ein Nephridium. Schwarz sind die Tuschekörnchen, gelb die Exkretkörnchen gezeichnet. Vergr. 730/1.

Fig. 3. Von Polymnia nebulosa, 24 Stunden nach einer Tuscheinjektion in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch die Wand eines Außenschenkels des ersten Nephridienpaares. Farben wie in Fig. 2. Vergr. 600/1.

Fig. 4. Von Terebellides strömi, junges Exemplar 24 Stunden nach einer Tuscheinjektion in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch die Wand eines Innenschenkels des ersten Nephridienpaares. Farben wie in Fig. 2. Vergrößerung 600/1.

Fig. 5. Von Lanice conchilega, 24 Stunden nach einer Injektion in die Leibeshöhle von Tusche und Ferrum oxydatum saccharatum getödtet, Schnitt durch die Dorsalwand eines hinteren Nephridialganges. Farben wie in Fig. 2. Vergr. 600/1.

Fig. 6. Dasselbe Exemplar, wie in Fig. 5. Schnitt aus dem Rande eines Herzkörperzipfels. Blau sind die eisenhaltigen, gelb die eisenfreien grünlichgelben Körnchen gezeichnet. Vergr. 600/1.

Fig. 7. Dasselbe Exemplar, wie in Fig. 5. Schnitt aus dem Inneren des Herzkörpers. Sonst Alles wie in Fig. 6.

Fig. 8. Von Arenicola marina, 48 Stunden nach einer Injektion von Karmin und Ferrum oxydatum saccharatum in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch den Anfangsabschnitt eines Nephridiums (*n*) mit Gonade (*g*) und lymphoidem Organ (Lymphkörperdrüse) (*lo*). *bl*, Blutgefäß; *m*, Muskulatur. Die Karminkörnchen sind roth, eisenhaltige Körnchen blau gezeichnet. Vergr. 140/1.

Fig. 9. Von demselben Exemplar wie in Fig. 8. Schnitt aus der Wand des Anfangsabschnittes (*a*) und des Mitteltheiles (*b*) eines Nephridiums. *bl*, Blutgefäß; *ll*, Leukocyten; *l*, absterbende Leukocyten. Vergr. 600/1.

Fig. 10*A*. Von Arenicola marina, eine Stunde nach Injektion von Karmin und lebenden Spermatozoen von Polycarpa rustica in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch die Wand eines Nephridiums. Vergr. 600/1.

Fig. 10*B*. Dasselbe von einem Exemplare, welches 24 Stunden nach der gleichen Injektion getödtet wurde. Karminkörnchen roth. Vergr. 600/1.

Fig. 11. Von Travisia forbesi, 24 Stunden nach einer Tuscheinjektion in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch die Wand des Innenschenkels eines Nephridiums (*n*). *bl*, Blutgefäß; *sp*, Spermatozoen. Vergr. 500/1.

Fig. 12. Von demselben Nephridium, wie in Fig. 11, Schnitt durch die Wand des Außenschenkels. Vergr. 500/1.

Fig. 13. Von Travisia forbesi, 24 Stunden nach einer Karmininjektion in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch den Innenschenkel (*n*) und den Außenschenkel (*n'*) eines Nephridiums nebst lymphoidem Organ (Lymphkörperdrüse) (*lo*). *m*, Muskelfasern; *z*, nichtphagocytäre Lymphzellen. Vergr. 100/1.

Fig. 14. Von demselben Exemplare, wie in Fig. 13, Schnitt durch ein kleines Blutgefäß (*bl*) aus dem Vorderende. Karminkörnchen sind roth, das natürliche Pigment ist gelb gezeichnet. *l*, Leukocyt; *z*, nichtphagocytäre Lymphzellen. Vergr. 500/1.

Fig. 15. Von demselben Exemplare, wie in Fig. 13, Querschnitt durch die ventrale Wand des Enddarmes mit anhängendem Subintestinalgefäße und von ihm abgehenden Seitenzweigen. Vergr. 340/1.

Fig. 16. Von Arenicola marina, 24 Stunden nach einer Karmininjektion in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch die Wand des Rückengefäßes. Karminkörnchen roth. Vergr. 500/1.

Über die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien.

Von

Prof. P. Bachmetjew.

Mit 5 Figuren im Text.

(Aus dem physikalischen Institute der Hochschule in Sophia.)

Geschichtliche Übersicht.

Die Frage über die Temperatur der Insekten interessirte seit langem die Gelehrten. Ich werde hier die Ergebnisse ihrer einschlägigen Arbeiten in chronologischer Reihenfolge folgen lassen.

Der Erste, der mit dieser Frage sich befasste, war RÉAUMUR (1734—1742, 50[1]). Er fand, dass die Raupen Vanessa cardui, geköpft und nicht geköpft, auch bei —15° R. nicht einfroren. Der Autor erwähnt jedoch nicht, wie lange die Wirkung der Kälte andauerte.

Die Beobachtungen mit unterirdischen Puppen vieler Schmetterlinge zeigten, dass dieselben bei —7° bis —8° nicht sterben. Sogar Puppen, welche sich in freier Luft befinden, wie z. B. Pieris brassicae, sterben nicht bei —16°.

Als er die Temperatur in einem Bienenstock untersuchte, fand er in demselben im Monat Mai $t = +31°$ R. Im Januar war diese Temperatur +10°, während die Temperatur der äußeren Luft gleich —3° war. Dieselben Resultate gab auch ein gläserner Bienenstock.

Welche Temperatur ein Insektenei ohne Schaden zu leiden aushalten kann, ist aus den Versuchen JOHN HUNTER's (1792, 30) mit Hühnereiern ersichtlich, welche ihrer Konsistenz nach wohl denjenigen der Schmetterlinge ähnlich sind. Sie erfroren bei ihm erst bei —15° F. = ca. —26° C.

Im Jahre 1800 stellte JUCH (1800, 31) Wärmeentwicklung in einem Ameisenhaufen fest.

Der Erste, der die Temperatur einzelner Insekten, also nicht im Haufen, feststellte, war HAUSMANN (1803, 24). Er legte eine Sphinx convolvuli in ein Glasgefäß mit einem kleinen Thermometer. t der Luft im Glase, Anfangs bei 17° R., stieg nach einer ½ Stunde bis 19° und fiel bald nachher wieder bis 17°.

Die Versuche mit Carabus hortensis gaben dieselben Resultate.

SPALLANZANI (1803, 59) machte die Beobachtung, dass die Eier des Bombyx rubi während 5 Stunden —39° C. und sogar —50° aushalten können, ohne Schaden für die Entwicklung zu nehmen.

---

[1] Die Zahlen hinter den Erscheinungsjahren nach den Autorennamen beziehen sich auf das am Schluss befindliche Litteratur-Verzeichnis.

F. Huber (1792—1814, 27) untersuchte die Temperatur eines bewohnten Bienenstockes. Derselbe konnte hermetisch zugemacht werden. Sobald der Stock mit den Bienen zugemacht wurde, kühlte sich die innere Luft bis zur Temperatur der äußeren ab, sonst aber war die Temperatur im Inneren des Bienenstockes höher als die der äußeren Luft. Der Autor erklärt diese Erscheinung durch Ersticken der Bienen, da sie thatsächlich solche Symptome zeigten. Als der Verkehr der inneren Luft mit der äußeren wieder hergestellt war, stieg die Temperatur im Inneren des Bienenstockes wieder.

P. Huber (1810, 25) fand ebenfalls, dass die Ameisen und ihre Milchkühe bei — 2° R. einfrieren.

Regnault (1819, 51) brachte Maikäfer in einen Sack mit freier Luftventilation und fand in demselben die Temperatur um 2° R höher als diejenige der umgebenden Luft.

Die innere Körpertemperatur der Insekten wurde zuerst von J. Davy (1826, 8) festgestellt. Er führte in den Körper der Insekten ein kleines Quecksilber-Thermometer ein und fand:

	Luft:	Insekt:
Blatta orientalis	28,3°	23,9°
» »	23,3	23,9
Grille	16,7	22,5
Wespe	23,9	24,4
»	24,3	25,0
Leuchtwurm	22,8	23,0
»	26,6	25,8

Im Jahre 1817 beobachtete Rengger (53) in einem mit Insekten gefüllten Thongefäße die Lufttemperatur und stellte fest, dass sie höher als diejenige der umgebenden Luft ist.

Seit 1831 beginnt die Anwendung der Thermoelektricität zum Studium der *t* der Insekten. So haben Nobili und Melloni (47) mit Hilfe einer thermoelektrischen Batterie, welche aus Wismuth- und Antimoniumstäbchen bestand, eine Reihe Versuche über die Temperatur der Raupen, Puppen und Schmetterlinge gemacht; dabei berührten die einen Löthstellen der Stäbchen den Insektenkörper, die anderen blieben frei. Sie kamen hierbei zu dem Resultate, dass die Temperatur eines Insektes höher als diejenige der umgebenden Luft, und die Temperatur der Raupen höher als die der Schmetterlinge und Puppen ist.

Ratzeburg (1832, 4) behauptet, dass die Temperatur in einem Bienenstock im Winter 20° R. beträgt.

Berthold (1835, 3) fand, dass die Temperatur des Geotrupes stercorarius höher ist als diejenige der umgebenden Luft.

Mussehl (1836, 43) hat ermittelt, dass die einzelne Biene (Apis mellifica) bei + 5° R. erstarrt, während sie in Gesellschaft auch bei einer inneren Temperatur des Bienenstockes von — 1° nicht erfriert.

Bis zur Zeit ist die Temperatur der Insekten noch nicht ein Gegenstand systematischer Forschungen gewesen, jedoch, als das faktische Material sich anhäufte, stieg das Interesse für ähnliche Forschungen, und unter den Entomologen und Physiologen begannen sich Leute zu finden, welche sich zur speciellen Aufgabe machten, die eigenthümliche Temperatur der Insekten zu erforschen.

Im Jahre 1837 veröffentlichte George Newport (44), Mitglied der königlichen Gesellschaft (Royal Society) in London, seine ausgedehnten Forschungen über die Temperatur der Insekten unter dem Titel: »On the Temperature of Insects, and its connexion with the Functions of Respiration and Circulation in this class of Invertebrated Animals.« Bei seinen Forschungen bediente er sich eines Farenheit-Quecksilber-Thermometers, welches entweder in das mit Insekten gefüllte Gefäß gestellt wurde und somit die Temperatur der inneren Luft zeigte, oder an den Insektenkörper angelegt wurde. Nur einmal führte er sein Thermometer in den aufgeschlitzten Magen eines Maikäfers (Melolontha vulgaris) hinein und fand die Temperatur = 63,3° F., während die Temperatur der umgebenden Luft = 61,3° F. war. Diese Temperatur blieb während 10 Minuten ständig und begann nachher zu fallen.

Der Autor fand, dass die Temperatur eines Insektes im Zustande der Ruhe stets niedriger als bei seiner Bewegung ist. Ich gebe hier einige Beispiele:

Cerura vinula (Tabelle V bei Newport).

			Differenz:	
April 22	p. m.	4^h	0,2°	½ Stunde nach dem Entpuppen.
April 22	p. m.	4½	0,3	Bewegt sich leicht.
April 22	p. m.	5½	0,6	Etwas aufgeregt.
April 22	p. m.	6½	1,2	Etwas mehr aufgeregt.
April 23	a. m.	7½	1,0	Ruhig während einiger Stunden, bewegt sich aber noch.
April 23	a. m.	7¾	2,5	Beginnt sich aufzuregen.
April 23	a. m.	8	3,7	Starke Aufregung.
April 23	a. m.	10	2,2	War während 2 Stunden ruhig, beginnt sich aufzuregen.
April 23	p. m.	2¼	1,1	Ruhig während einiger Stunden.
April 23	p. m.	$2^h 20'$	5,0	Sehr stark aufgeregt.
April 23	p. m.	2½	6,6	Außerordentlich aufgeregt wie bei schnellem Fluge.

Hier sind in der Spalte unter »Differenz« die Grade nach Farenheit gegeben, welche zeigen, um wie viel Grad das Insekt wärmer als die Luft war (die letztere verblieb fast stets bei 64° F.).

Lucanus cervus (bei Newport Tab. VI).

	t der Luft:	*t* des Insektes:	Differenz:	
Um 7^h	67,0°	67,3°	0,3°	Ruhig.
» 9¼	66,9	67,4	0,5	Beginnt sich aufzuregen.
» 10½	66,6	68,6	2,0	Aufgeregt.
» 10¾	66,6	69,2	2,6	Sehr aufgeregt.
» 4	71,0	71,5	0,5	Fast ruhig.

Newport unterwarf den Versuchen mehr als 30 Insektenarten, wobei einige in verschiedenen Entwicklungsstadien.

Ich werde hier nur diejenigen anführen, für welche der Autor Ziffern giebt.

	Die Temperatur der Insekten war höher als diejenige der umgebenden Luft um:
Orthoptera:	
Acrida viridissima	1,1° F.
Hymenoptera:	
Bombus terrestris I	6,5
» » V	9,3

	Die Temperatur der Insekten war höher als diejenige der umgebenden Luft um:
Bombus lapidarius	3,5°
» muscorum	4,2
» jonella	5,8
Lepidoptera:	
Sphinx ligustri ♂	0,6
» » ♀	5,5
Coleoptera:	
Melolontha vulgaris I	2,0
» » VI	0,2
» solstitialis I	0,4
» » V	1,4
» » IX	1,8
» » XVIII	2,3
Coccinella 7-punctata	0,3
Proscarabaeus violaceus	0,6
» vulgaris	2,7
Staphylinus olens	1,0
» erythropterus	0,6
Carabus nemoralis	0,2
» monilis	0,0
» violaceus	0,3
Blaps mortisaga	0,1

Auf Grund dieser Daten kommt Newport zu dem Schlusse, dass fliegende Insekten eine höhere Temperatur haben als die kriechenden, obgleich die einen sowie die anderen in Ruhe waren. Außerdem findet er, dass die Temperatur der Raupe stets niedriger als die Temperatur der entwickelten Insekten ist.

Weitere Forschungen führten den Autor zur Feststellung der Thatsache, dass die Temperatur der Insekten mit der Zunahme der Athmungsbewegungen sich hebt, eben so bei Zunahme der Pulsationen; sie sinkt aber bei Mangel an Nahrung.

Drei Jahre nach der Veröffentlichung der Forschungen Newport's erschien, dieselbe Frage betreffend, die Abhandlung Dutrochet's (1840, 14): »Recherches sur la chaleur propre des êtres vivants à basse température« (Chapitre II [I]. Recherches sur la chaleur propre des animaux à basse température).

Dieser Autor bediente sich schon bei seinen Forschungen eines elektrischen Thermometers (13), aus Nadeln bestehend, von zwei Metallen: Antimonium und Wismuth zusammengelöthet. Eine dieser Nadeln wurde in den Körper des Insekts, dessen Temperatur man ermitteln wollte, gesteckt, die andere wurde in Papier gewickelt oder in den todten Körper eines Insekts derselben Species gesteckt. Beide Nadeln waren unter sich und mit dem Multiplikator mittels Drähten vereinigt.

Aus der folgenden kurzen Beschreibung des Versuches mit einer wilden Biene (Bombus lapidarius) ist der Gang der Versuche des Autors ersichtlich:

Die Biene wurde mittels eines Fadens an einem Stock befestigt, wobei in ihren Leib die oben erwähnte Nadel in der Tiefe von 5 mm hineingesteckt wurde (der Leib war 1 cm dick). Die andere Nadel wurde in Papier eingewickelt, um sie vor Strahlung zu schützen. Die Lufttemperatur war während 4 Stunden konstant (19,2° C.). Dieser Versuch ergab, dass das Insekt um 0,18° C. kälter war, als die umgebende Luft. Der Verfasser glaubt, dass dies in Folge der Verdunstung beim Athmen geschah, da dieselbe Biene in einer mit Wasserdampf gefüllten Glasglocke eine um 0,18° höhere Temperatur besaß, als diejenige der Luft war. Als die Glocke entfernt wurde, ergab sich die Temperatur des Bienenkörpers um 0,25° und nicht, wie früher, um 0,18° tiefer als diejenige der umgebenden Luft. Diesen letzteren Umstand erklärt der Verfasser durch die Verdunstung der sich auf den Haaren des Insektes niederschlagenden Feuchtigkeit.

Alle darauf folgenden Versuche führte Dutrochet daher in der freien Luft und unter der mit Wasserdampf gefüllten Glasglocke aus.

Ich lasse hier die vom Verfasser erhaltenen Werthe folgen:

	Temperaturüberschuss des Insektes über die Lufttemperatur	
	in der freien Luft:	unter der Glasglocke:
Bombus terrestris	—	0,25° C.
» hortorum	—	0,25
Xylocopa violacea	—	0,25
Melolontha vulgaris	0,09°	0,18
» » (larva)	0,04	—
» solstitialis	0,09	0,25
Lucanus cervus	0,10	0,22
» » bei der Bewegung	0,31	—
Carabus monilis	— 0,03 bis — 0,06	0,18
» auratus	— 0,03 bis — 0,06	0,18
Blaps mortisaga	— 0,03 bis — 0,06	0,12
Cetonia aurata	0,25	0,25
Chrysomela tenebricosa	0,12	0,34
Geotrupes vernalis I	— 0,12	0,18
» » II	—	0,12
Gryllus viridissimus	— 0,06 bis — 0,01	0,31 bis 0,34
» verrucivorus	—	0,40
» » nach 8tägig. Hungern	—	0,22
» campestris	—	0,40
» gryllotalpa	—	0,16
Sphinx stellatarum[1]	—	0,29
» » (larva)	—	0,11
» atropos (ohne Bewegung)	—	0,58
» tiliae (Raupe unmittelbar vor der Verpuppung)	—	0,43

Die Lufttemperatur betrug dabei im Durchschnitt 18° C.

Außerdem wurden Versuche mit Bombus hortorum angestellt, wobei die thermoelektrische Nadel nicht in den Körper hineingesteckt, sondern nur an den Leib angedrückt wurde. Das Insekt wurde in durchsichtigen Gazestoff eingewickelt und befand sich dabei in großer Aufregung. Die Temperatur des Insektes gegenüber derjenigen der umgebenden Luft war unter diesen

---

[1] Ich lasse hier die alten Benennungen der Insekten so stehen, wie sie beim Verfasser angeführt sind.

Umständen um 0,5° höher. Als dasselbe sich beruhigte, war seine Temperatur 0,03° unter der Lufttemperatur.

Auf diese Weise geht aus den Versuchen Dutrochet's hervor, dass die Insekten (Bombus hortorum und Lucanus cervus) in der Bewegung höhere eigene Temperatur besitzen, als wenn dieselben im Ruhezustande sich befinden, und dass die Temperatur der Larven (Melolontha vulgaris, Sphinx stellatarum) geringer ist, als bei entwickelten Insekten. Die Temperatur der Insekten im Ruhezustande ist fast immer derjenigen der umgebenden Luft gleich.

Darauf folgt wieder eine Reihe kleiner Versuche.

Nicolet (1841, 46) fand, dass Podura similata, indem dieselbe für einige Sekunden ins Wasser bei + 25° bis + 38° C. eingetaucht wurde, zu Grunde ging. In der Luft tritt der Tod bei + 35° ein.

Diese Thiere wurden zum Gefrieren gebracht und noch weiter bis — 11° abgekühlt, wobei sie bei dieser Temperatur 12 Stunden lang lagen. Nachdem dieselben langsam aufgethaut wurden, kamen sie nach einer Stunde wieder zum Leben und liefen davon. Andere Exemplare, auch eingefroren und während 10 Tagen in diesem Zustande gelassen, wurden nach dem Aufthauen wieder lebendig.

Becquerel (1844, 2) führte die Versuche mit einem Quecksilberthermometer und mit einer thermoelektrischen Nadel aus. Er beobachtete die Temperatur im Inneren des Insektes nie niedriger als die der umgebenden Luft. Er erhielt außerdem noch folgende Resultate:

Zimmertemperatur = 22,5 .

Temperatur des Schwabenkäfers war höher als diejenige der Luft um:		0,75°
» der Nasicornis-Larve	»	1,5
» » Seiden-Raupe	»	0,75—1,0
» » Sphinx-Raupe	»	0,27—0,55
» » Ach. atropos im aktiven Zustand	»	1,66
» » » » » ruhenden Zustand	»	0,0

Decrosen (1845, 9) fand in Torferde bei — 8° lebende Fliegen.

Wyman (1856, 64) in Boston fand, dass eine Wespe bei — 26° C. nicht gefroren war und beim Anrühren noch reflektorische Bewegungen machte; er sagt weiter: »wie bedeutend der Schutz der Puppe durch ihr Gespinnst gegenüber der Kälte war, beweist der Umstand, dass der flüssige Saft, welcher aus der Puppe herausgedrückt wurde, sofort einfror«.

Dieser Forscher ist der Meinung, dass das Insekt eine innere Wärmequelle besitzen müsse, um der Kälte zu widerstehen.

Breyer (1860, 5) steckte ein Quecksilber-Thermometer in einen soeben beim Fliegen gefangenen Sphinx convolvuli und fand dessen Temperatur = 27° C. Die Lufttemperatur war 17°. Bei diesem Versuche wurden alle Maßregeln getroffen, um die Temperatur des Insekts nicht zu erhöhen. Der Verfasser meint, dass, wenn das Thermometer die Wärme vom Insekt nicht absorbiren würde, das Insekt ca. 32° gegeben hätte. Er glaubt auch, dass dieses Insekt im Ruhezustand keine höhere Temperatur als diejenige der Luft zeigen würde.

H. Lecoq (1862, 38) erwähnt in seiner kurzen Mittheilung: »De la transformation du mouvement en chaleur chez les animaux« eigene Versuche über die Temperatur der Schmetterlinge aus der Gattung Sphinx, und zwar Sphinx liseron und Sphinx pinastri. Die von ihm erhaltenen Resultate zeigten, dass die Temperatur dieser Schmetterlinge während der Bewegung rasch steigt, diejenige des Menschen überschreitet und sogar die Temperatur der Vögel erreicht. Diese Steigung ist bei der ersten Art bedeutender als bei der zweiten, da Sphinx pinastri weniger beweglich ist als Sphinx liseron.

Der Verfasser führt aber keine Beschreibung seiner Beobachtungsmethode an und überhaupt keine Ziffernwerthe.

Die Erhöhung der Temperatur bei der Bewegung der Schmetterlinge erklärt er durch die Verbrennung des Zuckers, welche durch eine energischere Athmung des Insektes hervorgerufen wird. Die Sphinxe unterbrechen wahrscheinlich desshalb ihren Flug, weil es ihnen zu warm wird und sie dabei ohnmächtig werden.

F. Pouchet (1866, 49) führt in seiner Arbeit, welche ich leider im Original nicht gelesen habe, Werthe für minimale Temperatur an, bei welcher die Insekten noch existiren können. Ich lasse hier die »Übersicht der Versuche von Pouchet« gerade so folgen, wie dieselbe bei Hugo Roedel (1886, 54) angeführt ist.

Genus und Species:	Anzahl:	Zeit in Stunden:	t° unter 0°:	
Limax rufus	4	2	17—19	
Engerling von Melolontha vulg.	5	1	14	Zwei Exempl. todt.
» » » »	2	3	15	Alle Exempl. todt.
Melolontha vulgaris	30	1½	18—20	
» »	10	1½	19	
Papilio io (Raupe)	3	2	17—19	
» » »	1	1	17—19	
Bombus terrestris	10	2	19	
Cetonia aurata	1	2	19	
Melolontha solstitialis	2	2	19	
Hydrophilus piceus	1	2	17	
Dytiscus marginalis	1	2	17	
Helix hortensis	10	3	14—18	
» pomatia	4	3	14—18	
Planorbis corneus	2	3	16	
Limnaeus stagnalis	2	3	16	
Planorbis corneus	5	3	14—18	Im Wasser.
Limnaeus stagnalis	2	3	14—18	
Lumbricus terrestris	20	1	18	
Astacus fluviatilis	2	1 Tag	11,5	Im Wasser.
» »	2	1 Nacht	13	Im Wasser.
Hirudo medicinalis	5	1 Nacht	13,5	Im Wasser, Eis roth.
» »	3	1 Nacht	13,5	Im Wasser, Eis roth.
Dytiscus marginalis	1	3	16	
Colymbetes sp.	1			
Banatra linearis	3			
Naucoris cimicoides	2			
Notonecta glauca	2			
Gyrinus natator	4			
Libellula compressa	1			
Hydrophilus piceus	1			

Die Größen in der Kolonne »*t* unter 0°« bedeuten wahrscheinlich »untere Temperaturgrenze«, bei welcher das gegebene Insekt noch existiren kann, da Hugo Roedel nach dieser Tabelle sofort seine eigene anführt, in welcher eine Kolonne diese Benennung trägt.

1869 erschien eine von mehreren Arbeiten von M. Girard (20): »Études sur la chaleur libre dégagée par les animaux invertébrés et spécialement les insectes.« Er führt zuerst folgende Thatsachen an:

Die Fischer spüren beim Gebrauchen der Larven von Musca vomitoria, Sarcophaga carnaria, Lucilia caesar etc. zu ihren Zwecken — beim Anrühren dieser Larven ein Wärmegefühl (p. 139).

In heißen Quellen fand man nicht selten Käfer, Hydrocanthares, lebend. Die Wespen und Termiten in heißen Gegenden »supportent tous les excès de chaleur intolérable« (p. 141).

Weiter sagt er, dass die Larven von Galleria cerella in Haufen die Temperatur: 24,2°, 27,4°, 23,9° zeigten, während die Luft nur 12° hatte.

Was nun den Futtermangel betrifft, so zeigten seine Versuche, dass die Erdbienen bei Honigmangel niedrigere Temperatur hatten (p. 154).

Bei seinen Beobachtungen wandte er zwei Methoden an:

1) Das Differential-Thermometer von Leslie, auf dessen einer Seite sich zwei koncentrische Glaskugeln befanden. In die innere Kugel, welche mit der äußeren Luft mittels einer engen Röhre kommunicirte, wurde das zu untersuchende Insekt placirt. Der Apparat wurde gegen Strahlung durch Schirme geschützt, und die Ablesungen machte man aus großer Entfernung. Die Empfindlichkeit dieses Thermometers war $^{1}/_{40}$°, obwohl der Verfasser selbst zugesteht, dass seine Werthe in Folge der Strahlung stets niedriger als die wirklichen sind. Das Insekt wurde bei diesen Versuchen mittels langer Holzzange gefasst, um es nicht zu erwärmen.

2) Das elektrische Thermometer. Drei verschiedene Apparate: *A* bestand aus der thermoelektrischen Batterie, welche aus 30 Thermoelementen zusammengesetzt war; *B*, welcher für große Insekten angewandt wurde, bestand aus 34 Löthstellen, war aber weniger empfindlich als *A*; und endlich *C* war größer als *A*, wurde aber selten verwendet. Gewöhnlich legte man einen von diesen Apparaten an den Leib des Insektes, zuweilen aber steckte man eine »thermoelektrische Nadel« in den Insektenkörper hinein. Leider ist die Temperatur in der Abhandlung nicht in Temperaturgraden, sondern in Ablenkungsgraden der Magnetnadel angegeben. Auch die thermoelektrischen Konstanten, welche zur Reduktion der Nadelablenkungen auf Temperaturgrade dienen sollten, sind weggelassen. Ich lasse desshalb hier seine Tabellen aus und beschränke mich nur auf eine Tabelle für Schmetterlinge:

		t° der Luft:	*t*-Überschuss des Schmetterlings:	Apparat:
Liparis dispar	♂	20,1	90	*B*
» »	♀	21,4	15	—
Aglia tau	♂	16,8	73	*C*
» »	♀	16,8	38	*C*
» »	♂	16,9	98	*B*
» »	♂	15,6	80	*B*
Attacus carpini	♂	14,3	54—59	*B*
» »	♀	14,3	53	*B*

		t° der Luft:	*t*-Überschuss des Schmetterlings:	Apparat:
Liparis dispar	♂	18,9	0,30°	Diff.-Therm.
» »	♀	20,6	0,025°	»
Sesia apiformis	♂	22,0	0,45°	»
» »	♀	19,7	0,20—0,40°	»
Bombyx quercus	♂	25,4	0,50°	»
» »	♀	25,4	0,35°	»

Girard beobachtete noch, dass Bombus terrestris im Frühjahr fast doppelt so warm ist als im Herbst.

Dieser Gelehrte erforschte in Bezug auf Temperatur viele Insekten, und zwar: Orthoptera und Dermaptera vier Arten, Neuroptera vier Arten, Hemiptera vier Arten, Bienenarten vier, Lepidoptera sechs Arten, Coleoptera zwei Arten, 28 Puppen von Lepidoptera und 23 Raupen und Larven.

Ich führe hier die von ihm erhaltenen allgemeinen Resultate an:

1) Ein entwickeltes Insekt zeigt nie, nicht einmal im schlafenden Zustande oder geschwächt, eine Temperatur, welche niedriger ist als diejenige der umgebenden Luft.

2) Larven mit unvollständiger Metamorphose haben eine Temperatur, welche gleich oder höher als die der umgebenden Luft ist.

3) Dies ist aber nicht immer der Fall bei Insekten mit vollständiger Metamorphose. Oft kann man beobachten, dass Raupen mit glatter Oberfläche des Körpers niedrigere Temperatur als die umgebende Luft zeigen, was durch ihr Schwitzen und die Verdunstung dieses Schweißes erklärt wird.

4) Seiden- oder Erdkokon schützt die Puppe vor rascher Austrocknung, und desshalb ist ihre Temperatur nach dem Herausnehmen aus dem Gespinnst zuerst höher und nachher niedriger als die Lufttemperatur.

5) Im Winter haben die nackten, starr gewordenen Raupen und Puppen entweder die Temperatur der umgebenden Luft, oder eine etwas höhere. Die äußere Abkühlung, welche in Folge der Verdunstung geschieht, wird nur dann beobachtet, wenn die Temperatur dem 0° nahe steht. Es kommt jedoch öfters vor, dass einige Exemplare, unter sonst gleichen Umständen, etwas wärmer sind als die übrigen.

6) Neuroptera haben auf der Oberfläche ihres Körpers eine etwas niedrigere Temperatur als die Erdbienen bei gleichem Körpergewicht. Dieselbe ist aber die gleiche wie bei den Hymenoptera.

7) Hymenoptera zeigen stets eine etwas höhere Temperatur als die umgebende Luft, aber eine bedeutend niedrigere als Lepidoptera, Diptera und Hymenoptera.

8) Die Temperatur auf der Oberfläche der Käfer ist mittelmäßig, dank schlechter Wärmeleitung und der Dicke ihrer Haut. Bei Meloe ist diese Temperatur bedeutender, da ihr Körper weich ist.

9) Wasserinsekten (Dytiscidae, Gyrinus, Hydrocoris) ergaben dieselben Resultate, wie die Erdinsekten.

10) Das Geschlecht hat einen bedeutenden Einfluss auf die Oberflächentemperatur, aber nur bei gewissen Insektengruppen, so z. B. sind bei Bombyces, Aglia tau etc. die Männchen wärmer, während es bei Erdbienen und verschiedenen Arten Phalaeniden, Noctuen und Libellen nicht beobachtet wird.

11) Die Temperatur bei Raupen wird nicht nur in einigen Gliedern

lokalisirt, sondern ist am ganzen Körper gleichmäßig vertheilt, was der Vertheilung der Nervencentra entspricht.

Bei entwickelten Insekten mit starker Luftcirkulation wird eine bedeutende Temperaturdifferenz im Thorax und im Bauch beobachtet. Der Thorax stellt eine wirkliche Wärmequelle dar. Bei Erdbienen und Sphinxen (Insekten mit starkem Fluge) erreicht diese Differenz 4—6° und zuweilen 8—10°. Bei Insekten mit mittelstarkem Fluge (Bombyces) erreicht diese Differenz 3—4°. Bei Insekten, welche schwachen Flug haben oder gar nicht fliegen, wird keine Differenz beobachtet.

Die Wunde, welche bei diesen Versuchen nöthig ist, hat nicht jene wichtige Folge, welche z. B. bei Säugethieren beobachtet wird. Insekten, welche genadelt sind, leben noch einige Monate, ernähren sich und machen ihre Metamorphosen durch.

Allgemeines Gesetz. Bei fliegenden Insekten koncentrirt sich die Wärme im Thorax und ist proportional der Flugstärke. Da im Thorax sich die starken Muskeln der Flügel und Beine befinden, welche während des Fluges stark in Anspruch genommen werden, so erklärt sich daraus die Temperaturdifferenz im Thorax und im Bauch.

Dieses Resultat, welches mittels zwei Methoden, ohne das Insekt zu verwunden, erhalten wurde (mittels Quecksilber- und elektrischen Thermometers), zeigt, dass die Säftecirkulation bei Insekten sehr schwach ist.

12) Bei Erdbienen und Xylocopes steht die Wärmeentwicklung des eigenen Körpers nach außen in direktem Verhältnisse zu dem Summen. Wenn kein Summen vorhanden ist, sinkt die Körpertemperatur.

13) Das Insekt entwickelt eine höhere Temperatur, wenn es freiwillig sich bewegt, als wenn es dazu gezwungen wird.

14) Bei Larven wird eine größere Temperaturdifferenz des Körpers in seinem Inneren und auf seiner Oberfläche beobachtet. Diese Differenz ist zehnmal größer als bei entwickelten Insekten. Die Ursache dieser Erscheinung ist die Verdunstung an der Oberfläche der Haut. —

Darauf erschienen noch sieben kleine Abhandlungen, und zwar:

Dönhoff (1872, 10) fand, dass die Bienen und Ameisen bei —15° sterben. Mit Fliegen (Musca domestica) erhielt er folgende Resultate:

1) 5 Stunden bei —1,5° C. Die Thiere bewegen sich.
2) 8 Stunden, Anfangs bei —3°, zuletzt bei —2°. Die Thiere bewegen die Beine und lebten ganz auf.
3) 12 Stunden, Anfangs bei —3¾°, zuletzt bei —6¼°. Scheintodt. Beim Erwärmen lebten sie wieder auf.
4) 3 Stunden, Anfangs bei —10°, zuletzt bei —6°. Sind gestorben.

O. Bütschli (1874, 6) giebt für Blatta orientalis das vitale Maximum +33° C. an.

Aug. Weismann (1875, 62) untersuchte die Frage über Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge und hat die Temperatur von +10° R. bis 0° auf Puppen einwirken lassen. Die Puppen blieben dabei am Leben.

Hugo Schulz (1877, 57) bestimmte die Quantitäten von CO_2, welche Amphibien und Insekten bei verschiedenen Temperaturen ausscheiden. Eigene Temperatur der Insekten bestimmte er nicht. Es ist interessant zu bemerken, dass die Frösche (Rana esculenta) stark beunruhigt wurden, als die Temperatur der umgebenden Luft +35,2° C. erreichte, und sich wieder beruhigten, als diese Temperatur bis 33,6° sank.

Molin (1880, 41) bestimmte die Temperatur im Bienenhaufen und fand dieselbe im Winter zwischen + 10° und + 12° R.; auf der Peripherie des Haufens war diese Temperatur + 6° bis 8° R.

Dubost (1880, 12) fand im Sommer die Temperatur der Bienenfamilie gleich 25° R.; im Winter war dieselbe + 16 bis + 20° R.

Dorfmeister (1880, 11) führte Versuche über den Einfluss der Temperatur auf Schmetterlingspuppen aus (Vanessa atalanta, levana und urticae), wobei er dieselben von + 11° bis — 2° R. abkühlte. Die Puppen starben dabei nicht.

W. v. Reichenau (1882, 52) unterwarf Urticae-Raupen der Einwirkung der Sonnenstrahlen von ca. 45° C. und erhielt auf diese Weise Vanessa urticae var. turcica.

1886 veröffentlichte H. Rödel (54) in Frankfurt a. O. eine bemerkenswerthe Abhandlung: »Über das vitale Temperaturminimum wirbelloser Thiere«.

Er stellte sich zur Aufgabe, »das vitale Temperaturminimum, das Abweichen der unteren Lebensgrenze von dem Lebensoptimum für wirbellose Thiere zu bestimmen, dabei zugleich auf die sogenannte Kältestarre und das Wiederaufleben der Thiere Rücksicht zu nehmen, sowie verwandte Punkte noch in Betracht zu ziehen« (p. 183).

Als Kaltbad diente ihm ein Reagensglas, welches in ein großes Gefäß, mit einer Mischung von Schnee, Kochsalz, Ammoniak oder Salpeter gefüllt, placirt ward. Dieses Bad hatte während des Versuches eine konstante Temperatur. Die Lufttemperatur im Reagensglase wurde mittels Quecksilberthermometers gemessen. Jeder Versuch wurde mit 10 Exemplaren einer und derselben Insektenart ausgeführt.

Ich werde hier die Bemerkungen des Verfassers, jede einzelne Insektenklasse betreffend, anführen:

1) Hymenoptera. »Es ist bekannt,« sagt der Verfasser, »dass einzelne Bienen schon bei + 5° R. erstarren, dagegen sind sie in Gesellschaft viel widerstandsfähiger gegen die Kälte« (p. 194).

Was nun Ameisen betrifft, sagt er, dass diese Insekten bei 0° erstarren, aber nicht sterben und sogar —19° während $1/4$ Stunde aushalten. Als vitales Temperaturminimum, welches während 3 Stunden einwirkt, giebt er für Ameisen im Mittel — 15° an.

2) Coleoptera. Mehrere Käferlarven verschiedener Gattungen hielten — 6° aus und starben, als dieselben »durch und durch gefroren waren«. Oniscus starb bei — 6°.

3) Lepidoptera. Indem er über das Erstarren der geköpften Raupe spricht, schreibt er: »Zuerst erstarrte der Inhalt des Darmtractus und die Gefäßschicht, nach einer Stunde (die Temperatur war mittlerweile auf — 4° gesunken) erwies sich das Hautparenchym fest und die Fettschicht noch ungefroren. Erst eine Verminderung der Temperatur auf — 10° C. brachte sie zum Gefrieren, dieselbe Behandlung führte auch den Tod unversehrter Exemplare herbei« (p. 199).

Er führte auch die Versuche mit 36 Puppen von Pieris brassicae zuerst bei + 5° aus, und nachher bei — 25°, aber keine davon erfror. Als diese Puppen im April in ein warmes Zimmer gebracht wurden, entwickelten sich daraus Schmetterlinge; nur aus vier Puppen kamen verkrüppelte Individuen heraus.

4) Diptera. Fliegen verlieren ihre Bewegung bei — 5°.

Am Ende der Abhandlung giebt der Verfasser die folgende Tabelle seiner Versuche über die Insekten an[1]:

	Zeit in Minuten:	Untere Temper.-Grenze:	
Apis mellifica	210	1,5°	
Formica rufa	180	1,5	
Lema spec.	30	6	
Paederus riparius	45	4	
Phytonomus spec.	90	12	
Vanessa cardui	600	15	
Smerinthus populi:			
1) Blut		2—3	Gefrierpunkt.
2) Geköpfte Raupen	150	10	
3) Lebende Raupen	150	10	
Bombyx dispar	30	4	
Culex pipiens, Larve	60	4	
Musca domestica	5	12	
» »	20	8	
» »	40	5	

Zum Schlusse führt er folgende allgemeine Resultate seiner Beobachtungen an:

1) Niedere Thiere erfrieren, je nach dem Genus und Species, bei sehr verschiedenen Temperaturen.

2) Völlig erfrorene niedere Thiere, die einen Cirkulationsapparat besitzen, beleben sich nicht wieder.

Was diesen Punkt anbetrifft, sagt er: »Es scheint nur, dass das Gefrieren des gesammten Blutes ein Hauptgrund ist, wesshalb das Gefrieren schädlich auf den thierischen Organismus wirkt (zu gleichem Resultat ist auch POUCHET gelangt)« (p. 209).

Prof. V. GRABER (23) in Czernowitz veröffentlichte 1887 folgende Abhandlung: »Thermische Experimente an der Küchenschabe (Periplaneta orientalis).«

Er untersuchte Küchenschaben in einem besonders konstruirten Blechkasten, dessen eine Seite erwärmt und dessen andere abgekühlt wurde. Die Temperatur sowohl des Kastenbodens als auch der Luft über diesem Boden wurde mittels Quecksilberthermometer gemessen.

Bezüglich des sogenannten »lokomotorischen Minimums« sagt der Verfasser: »der schlaftrunkene Zustand stellt sich ohne Ausnahme binnen 2 bis 3 Stunden bei allen Individuen ein, wenn man die Temperatur bis auf 2° über Null sinken lässt« (p. 243). Dieses Minimum war bei diesen Insekten im Mittel + 4° C.

Als die Temperatur — 4° der Luft, — 5° des Bodens war, hatten die Thiere die Fähigkeit der freiwilligen Ortsbewegung für immer verloren.

Die Temperatur — 6° der Luft, — 7° des Bodens, welche auf Küchenschaben während 10—20′ einwirkt, ist tödlich (»wobei die Thiere noch keineswegs durchgefroren sind«).

---

[1] Seine Resultate mit Mollusken, Spinnen, Krebsthieren und Würmern lasse ich hier aus, wie es auch für andere Autoren, welche oben angeführt sind, geschah.

Das vitale Minimum (für eine Stunde Expositionsdauer) liegt somit zwischen —5° und —6°, während das vitale Maximum = 41° der Luft, 42° des Bodens ist.

Auf ganz kurze Zeit (5′) ertragen die Küchenschaben dagegen Temperatur bis zu 60°.

Somit beträgt die thermische Breite —6 + (+42) = 48° C.

Nach den Beobachtungen von ANDRIASCHEW (1890, 1) steigt die Temperatur im Sommer in einem Bienenstock nicht selten höher als +30° R., während dieselbe im Winter in einem Bienenhaufen gewöhnlich +8° bis 12° R. und an der Peripherie des Haufens +6° bis +10° R. beträgt.

POTECHIN (1891, 48) beobachtete die Temperatur der Bienen in einem Bienenstock und giebt dieselbe im Winter in einem Bienenhaufen zu +10° bis +12° R., und an der Peripherie des Haufens zu +7° bis +8° R. an. Außerdem fand er, dass die Temperatur im Bienenhaufen im Bienenstock —2° bis —3° R. war, während die Temperatur der äußeren Luft —6° bis —15° R. betrug.

Nach den Beobachtungen von Prof. ZIESIELSKI (1895, 66) schwankt die Temperatur in einem Bienenhaufen in ruhigem Zustande im Winter zwischen +8 und +9,6° R. In kalten dünnwandigen Bienenstöcken erhöht die äußere Kälte die Temperatur der Bienen zuweilen bis zu +24° R. Die Temperatur steigt auch bei unerwartetem Alarm der Bienen und erreicht zuweilen +25,6° R.

KOSCHEWNIKOW (1895—1896, 35) beobachtete im Sommer die Temperatur im Inneren eines Bienenstockes gleich +29° R., meint aber, dass die Steigerung der Temperatur die Bienenfamilie selbst nicht erzeugt, sondern dass dieselbe wahrscheinlich durch die Sonnenwärme hervorgerufen wird. Die minimale Temperatur, welche er in einem schlecht gebauten Bienenstock beobachtete, war am 9./21. Juli nach einer kalten Nacht gleich +9° R.

1891 placirte MÜLLER-ERZBACH (42) außer anderen Thieren noch Wasserkäfer in kaltes Wasser, bis dasselbe völlig fest geworden war, und ließ nachher diese Insekten noch 5 Stunden im Freien bei einer Temperatur von —6° bis —8° C. liegen. Nachdem dieselben in ein mäßig warmes Zimmer gebracht waren, konnten sie nicht wieder belebt werden (unter diesen Umständen behandelte Frösche wurden wieder belebt).

ZELLER (1894, 65) beobachtete während eines Hagelfalls in Oberdorf (bei Salzburg) am 21. Mai unter den niederfallenden Schloßen, welche eine durchsichtige Schale und einen weißen Kern hatten, eine, an welche ein Schmetterling (Smerinthus ocellata ♂) angefroren war. Dieser Schmetterling war mit den Füßen einige mm tief in die langsam niederfallende Schloße eingefroren und schien vollkommen leblos, war aber, als er nach dem Aufthauen befreit wurde, sehr lebhaft.

In verschiedenen entomologischen Zeitschriften werden Versuche angeführt, mittels welcher man Aberrationen verschiedener Schmetterlinge erhalten kann, indem man Puppen der Einwirkung der extremen Temperaturen unterwirft. Ich werde hier die uns interessirenden Angaben nur einiger Autoren anführen.

1895 erschien die erste Untersuchung von Dr. med. E. FISCHER (15) in Zürich: »Transmutation der Schmetterlinge in Folge Temperaturänderungen«. In dieser Abhandlung beschreibt der Verfasser seine Versuche mit lebenden

Puppen aus Vanessa-Gruppen, und zwar: Vanessa urticae, antiopa, polychloros, jo, prorsa, cardui, atalanta und C-album und noch Papilio machaon. Diese Puppen lagen drei Wochen lang auf dem Eise bei + 1° bis 0° C., und nachher im Zimmer bei + 35 bis + 38° (die letzt angeführten Vanessa-Arten bei 25°) und ergaben aberrative Formen.

Der Verfasser fügt Folgendes hinzu: »Die Puppen derjenigen Arten, die im Puppenstadium in der freien Natur nicht überwintern — und die Vanessen gehören ja zu diesen (levana ausgenommen) — ertragen ja die Temperatur von 0° nicht immer, ohne Schaden zu nehmen, selbst wenn sie völlig trocken gehalten werden« (p. 28).

Seine Versuche mit denselben Puppen zeigten, dass sie nicht verdorben werden, wenn man sie 2 bis 3 Stunden bei + 40° bis + 42° C., und nachher einige Tage bei + 35° bis + 38° C. hält. Was nun höhere Temperaturen anbelangt, sagt der Verfasser: »Temperaturen von ca. + 45° C. dürfen nicht angewendet werden, weil bald der Tod, wahrscheinlich durch Gerinnung der Eiweißkörper, eintritt« (p. 35).

Die Versuche mit Temperaturen unter 0° beschrieb E. Fischer im Jahre 1896 (16). In seinem interessanten Buche findet man die folgende Stelle: »Bei — 23° C. starben mir einmal eine Anzahl Puppen bald ab (ich schrieb dies der großen Kälte zu, vielleicht war Infektion die Ursache, Sicheres konnte man nicht feststellen)« (p. 15).

Er führte desshalb seine weiteren Versuche bei Temperaturen, welche nicht niedriger als — 20° C. waren, aus und erhielt sehr schöne Aberrationen. Der Versuch selbst wurde folgendermaßen ausgeführt: »Die Puppen wurden aus der Zimmertemperatur (ca. 25° C.) zuerst in den Keller, und nach einigen Stunden in die Kältemischung gestellt; die Temperatur sank ca. 1 Stunde hierauf unter 0°, blieb dann 2 bis 4 Stunden bei — 20°, bis sie sich im Laufe der folgenden 5 bis 8 Stunden wieder allmählich auf 0° erhöhte« (p. 15).

Ich will hier die minimalen Temperaturen, mit welchen dieser Forscher arbeitete, anführen, wobei die Puppen diesen Temperaturen während 2 bis 4 Stunden ausgesetzt waren:

$t = -20^\circ$ C.	Vanessa jo	von	8	Stück	starben	3
	» antiopa	»	12	»	»	7
	» »	»	12	»	»	10
	» urticae	»	200	»	»	192

Der Tod trat bei den meisten Exemplaren, wie der Verfasser schreibt, »sicher an Infektion ein«. Die anderen Puppen ergaben Schmetterlinge.

$t = -14$ bis -16° C.	Vanessa prorsa	von	50	Stück	starben	27
	» polychloros	»	20	»	»	8
$t = -10$ bis -12° C.	» cardui	»	14	»	»	9
-8 bis -12°	» »	»	25	»	»	12
-6 bis -10°	» atalanta	»	13	»	»	6
-4 bis -6°	» urticae	»	12	»	»	9

Bei diesen Temperaturen trat der Tod einiger Puppen ein, »weil sie zu weich (zu früh) der Kälte ausgesetzt wurden« (p. 19).

Dass das rapide Fallen der Temperatur auf die Puppen nur bei gewisser Größe der thermischen Amplitude tödlich einwirkt, belegt E. Fischer in seiner weiteren Abhandlung (16) wie folgt: »Während z. B. eine Temperaturerniedrigung von + 20° auf — 2° C., also eine Differenz von 22°, eine Aberration zu erzeugen vermag, kann eine nur um wenige Grade stärkere Kälte, wie eine Erniedrigung von + 20° auf — 4° C. innerhalb eines Zeitraumes von 50 Minuten und mit einem Anhalten der Temperatur von — 4°, während bloß 3 bis 4 Minuten bereits deletäre Eigenschaften auf den Puppenkörper äußern; sie erwacht nicht mehr nach dem Erwärmen« (p. 7).

In einer Reihe Abhandlungen von E. Fischer (18) finden wir folgende uns interessirende Thatsachen:

»Die zwei- bis dreimal pro Tag vorgenommene Abkühlung bis zu — 3° C. wurde von den Puppen von Vanessa urticae, jo, antiopa und polychloros bis zu einer gewissen Anzahl von Tagen ohne Schaden ertragen; dagegen erwiesen sich Vanessa cardui und atalanta gegen mehrmalige Abkühlung auf — 3° sehr empfindlich; sie starben ab.« Diese Versuche wurden nur während drei Tagen angestellt, und zwar so, dass zuerst die Puppen bei + 22° sich befanden, nachher bei + 15° und schließlich bei — 3° bis — 4°, worauf die Temperatur in umgekehrter Reihenfolge stieg. Die Sterblichkeit war dabei folgende:

Vanessa	polychloros	von	10	Puppen	starben	3
»	antiopa	»	20	»	»	6
»	jo	»	20	»	»	0
»	C-album	»	14	»	»	2
»	cardui	»	6	»	»	0
»	atalanta	»	10	»	»	3
»	urticae	»	30	»	»	1

Der Einfluss mehr rapiden Fallens der Temperatur wurde von E. Fischer an Puppen von Vanessa antiopa erprobt. Die Temperatur von + 25° sank innerhalb $^1/_2$ Stunde bis — 6°. Dabei starben von 13 Puppen 4, »und zwar sehr wahrscheinlich in Folge der rapiden Abkühlung«.

Hier treffen wir auch folgende zufällige Bemerkung:

Als dieser Forscher Versuche mit 30 Puppen von Vanessa urticae machte, starb davon nur 1 Puppe, 15 ergaben Falter, »und die übrigen Puppen waren von Fliegenlarven bewohnt, die in der Kälte nicht abgestorben waren«. Die Kälte betrug — 4° C.

Im Jahre 1899 erschien eine weitere Abhandlung desselben Verfassers: »Experimentelle kritische Untersuchungen über das procentuale Auftreten der durch tiefe Kälte erzeugten Vanessen-Aberrationen« (19), in welcher die Mortalität der Puppen bei diesen Kälteversuchen behandelt wird. Als Hauptursache bedeutender Sterblichkeit der Puppen beim Einwirken der Kälte betrachtet der Verfasser den Härtegrad der Chitinhaut der Puppen: »zu früh, also noch zu weich in die tiefe Temperatur gebracht, sterben die Puppen ab«.

In dieser Abhandlung finden wir die folgende Stelle: »Für Temperaturen von — 6° bis — 12° C. hat es sich ergeben, dass die Abkühlung täglich dreimal je 1 Stunde lang und im Ganzen 4 Tage lang vorgenommen werden sollte.« Damit werden die früheren Versuche desselben Forschers bestätigt, dass intermittirende Abkühlung die Puppen in gewissen Grenzen nicht tödtet.

Auch noch eine wichtige Bemerkung enthält die Abhandlung von E. Fischer (16, p. 39): »Man hat die Erfahrung gemacht, dass, wenn man mit Infektionsträgern behaftete Eier von Bombyx mori einer Temperatur von — 40° C.

aussetzt, die Mikroben zu Grunde gehen, die Faltereier aber keinen Schaden nehmen und ohne Nachtheil zur Weiterzucht verwendet werden können.«

Im Jahre 1898 veröffentlichte Dr. phil. M. STANDFUSS (60), Docent beider Hochschulen zu Zürich, seine »Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren«, zu welcher er über 42000 Puppen von 56 verschiedenen Schmetterlingsarten gebraucht hat.

Er führte die Versuche mit Puppen aus, um aberrative Formen zu erhalten, sowohl mit Temperaturen bis zu + 45° C., wie auch mit Temperaturen bis zu — 20° C.

Die Puppen »bei dreimaliger täglich zweistündiger Einwirkung von + 45°« (p. 12) ergaben Aberrationen und konnten folglich diese hohe Temperatur aushalten. Auch die Puppen bei Temperaturen bis zu — 20° C., wobei »bei jedem Versuche die Minimaltemperatur 2 Stunden lang innegehalten wurde« (p. 9), entwickelten sich dann zu Aberrationen. Die Dauer der Einwirkung dieser niedrigen Temperaturen auf die Puppen betrug 6 Tage.

Warum dieser Forscher keine noch höheren oder niedrigeren Temperaturen gebrauchte, sagt er selbst wie folgt: ».... bei diesen, bis an das äußerste des auch nur vorübergehend Ertragenen, hochgespannten Graden wirkt eine selbst kleine weitere Steigerung tödlich oder doch missbildend« (p. 16).

N. KULAGIN (1898, 37), Prof. des landwirthschaftlichen Instituts in Moskau, untersuchte die Temperatur in Bienenstöcken von Route jeden Tag vom Mai 1895 bis März 1897 und erhielt folgende mittlere Resultate:

Monat	t° im Bienenhaufen		t° im Bienenstock	
	Maximum	Minimum	Maximum	Minimum
Januar	31,5	24	5,5	—2,5
Februar	33	19—24	9	0
März	35	31	9—23	—2 bis +7
April	37	22	35	7
Mai	38	22—34	35	28
Juni	38,5	37	—	—
Juli	38	36	—	—
August	36	30	—	—
September	30	24	26	16
Oktober	28,5	19	16,5	5—10
November	32	21—27	5—10	5 bis —1
December	34	24	4,5	0

Dabei wurde rapides Sinken der Temperatur von 8^h Abends und sehr oft Nachts — gegen 6^h Morgens — beobachtet. Die Temperatursteigerung geschah meistentheils gegen Mittag. Die Beobachtungen ergaben auch, dass dem Temperatursinken im Bienenstock das Temperatursinken der Luft vorausgeht.

Derselbe Gelehrte theilt in seiner Abhandlung: »Zur Biologie von Ocneria dispar in Russland« (34a) mit, dass die Kälte bis 40° R. keine Wirkung auf normal gelegte Eier dieses Schmetterlings ausübt. Die Eier, welche ihrer schützenden Wolle beraubt waren, wurden von 15° R. Kälte getödtet. Auf mein Ersuchen, den Gang dieser Versuche genauer zu beschreiben, erhielt ich vom Herrn Prof. KULAGIN einen Brief (15/27. IV. 1899), in welchem er unter Anderem schreibt: »Genaue Versuche über die Temperatur der Eier von Ocneria dispar habe ich nicht gemacht. Ich habe Gelegenheit gehabt zu beobachten, dass Eier dieses Seidenspinners, welche an Bäumen sich befanden, die Winterkälte von —40° R. gut ertragen konnten und im darauf folgenden Frühjahre sich entwickelten. Ich habe darauf im Jahre 1894 den folgenden Versuch ausgeführt: ich habe die Eier von Ocneria dispar enthaart und hielt dieselben auf dem offenen Balkon in einer Glasuntertasse innerhalb eines Monats. Während dieser Zeit zeigte das Thermometer nicht selten —15° R. Im Frühjahre entwickelten sich diese Eier nicht, hingegen entwickelten sich Raupen aus denjenigen Eiern, welche auf demselben Balkon aber behaart an einem Holzklotz befestigt waren.« Leider ist aus diesem Briefe nicht zu ersehen, was geschehen würde, wenn die behaarten Eier auf einer Glasuntertasse den Winter zugebracht hätten.

Ich will hier nur noch die Versuche des in Deutschland wenig bekannten englischen Entomologen F. Merrifield (1894, 40) erwähnen. Er unterwarf die Puppen von Pararge egeria, Pieris napi, Vanessa levana, V. polychloros, V. atalanta, V. C-album, V. jo und V. antiopa der Temperaturwirkung von +40° C. bis 0° und übertrug sie auch öfters von einer Temperatur in die andere. Dabei ergab sich, dass zwei nach einander folgende Generationen eines und desselben Schmetterlings einen großen Unterschied in der Empfindlichkeit gegen Temperaturreize aufweisen, selbst wenn dieselben ihre Puppenzeit normalerweise unter ganz ähnlichen Temperaturverhältnissen durchmachen.

Zum Schlusse werde ich hier noch die Arbeiten von W. Kochs anführen, obwohl dessen Untersuchungen die Insekten nicht direkt behandeln (mit Ausnahme von Wasserkäfern), sondern als Objekte: Frösche, Fische, Schwammsporen, Pflanzensamen, Schnecken, kleine Krebse (Cypris) etc. haben; sie stehen aber mit den Resultaten meiner gegenwärtigen Arbeit in näherem Zusammenhange.

1890 placirte W. Kochs (33) Frösche, Fische und Wasserkäfer in Wasser, welches der Kälte ausgesetzt war. Das Wasser gefror zuerst an den Wänden des Gefäßes, und sein flüssiger Theil wurde immer geringer und geringer, besaß aber noch immer +2° C. Die Thiere bewegten sich in demselben bei dieser Temperatur noch ziemlich lebhaft. Als das ganze Wasser gefror, hörte die Bewegung der Thiere auf, und in demselben Momente hörte auch ihr Leben auf. Die erstarrten Thiere konnten nach dem Aufthauen nicht mehr ins Leben zurückgerufen werden.

1892 veröffentlichte W. Kochs (34) eine Abhandlung: »Über die Vorgänge beim Einfrieren und Austrocknen von Thieren und Pflanzensamen«, in welcher er sagt, dass, wenn es gelingt, das Wasser (luftfrei), ohne dass es erstarrt, bis zu —4,5° C. abzukühlen, so bewegen sich in demselben noch die Thiere (kleine Krebse, Schnecken, Blutegel). Was nun die Eisbildung im Inneren des Thierkörpers betrifft, so erwähnt der Verfasser zwei Umstände, welche diese Eisbildung verlangsamen; erstens befindet sich im Thierkörper kein reines Wasser, sondern Salzlösungen und Eiweiß; zweitens muss man in Betracht ziehen, dass die Kapillarität und Adhäsion das Gefrieren erschweren. Wenn die Abkühlung langsam vor sich geht, bewerkstelligen im Inneren des Thierkörpers die sich bildenden kleinen Eiskrystalle zwar kein Zerreißen, das Protoplasma aber erleidet dennoch eine tiefe physikalische und chemische Veränderung, wodurch dann das Zurückkehren des Thieres zum Leben unmöglich wird.

Aus der historischen Übersicht der hier angeführten Arbeiten über die Temperatur der Insekten ist ersichtlich, dass verschiedene Forscher oft zu verschiedenen Resultaten gelangt waren: bei den Einen war die Temperatur für eine und dieselbe Insektenart höher, bei den Anderen niedriger als diejenige der umgebenden Luft. Bei Manchen war der Temperaturüberschuss des Insektes über die umgebende Luft klein, während er bei Anderen für dieselbe Insektenart sehr bedeutend war etc.

Die erste Ursache dieser Nichtübereinstimmung muss man natürlich in der Temperaturverschiedenheit bei verschiedenen Zuständen des Insektes suchen. So beeinflusst z. B. die Bewegung oder die Ruhe des Insektes ohne Zweifel die Temperatur seines Körpers. Dazu kommt noch der Mangel an Futter, das Alter und das Geschlecht des Insektes und auch vielleicht noch sein Stammort.

Die zweite Ursache — die Ungenauigkeit der Methode. Es wäre interessant, wenn man die Temperatur, welche mittels eines Thermoelementes durch sein Andrücken an den Insektenkörper erhalten wird, für verschiedene Insektenarten vergleichen wollte. Bei einigen Insekten ist der Körper mit dichten Haaren bedeckt, bei anderen ist er fast nackt, und folglich wird auch die Wärmeleitungsfähigkeit an der Kontaktstelle verschieden sein müssen. Außerdem musste in solchen Fällen, wo ein Quecksilberthermometer in einen breiten Schnitt in den Insektenkörper hineingesteckt wurde, dadurch natürlich auch in dessen Zustande eine starke Störung stattfinden; auch musste in Folge des Austretens und der Verdunstung des Saftes aus der Wunde die Temperatur sinken. Auch das Differentialthermometer, welches GIRARD gebrauchte, konnte ihm keine genauen Resultate liefern, da er die Strahlung der Glaskugel, in welcher sich das zu untersuchende Insekt befand, nicht in Betracht gezogen hat, wobei er seine Beobachtungen einmal mit der versilberten, das andere Mal mit der berußten Kugel anstellte.

Die dritte Ursache der erwähnten Nichtübereinstimmungen kann geradezu in der Unrichtigkeit der Methode liegen. BECQUEREL sagt bei der Kritik der Versuche von DUTROCHET, dass derjenige, welcher mit dem thermoelektrischen Apparate nicht umgehen kann, sehr leicht in einen Fehler gerathen könne. Als ich die elektrische Methode, welche verschiedene Forscher zu ihren Versuchen verwandten, studirte, konnte ich bei keinem derselben weder die Angabe betreffs der Dicke der zusammengelötheten Drähte, welche »die Nadel« bildeten, finden, noch auch, was die Hauptsache ist, wie diese »Nadel« mit dem Galvanometer (resp. Multiplikator) verbunden war. Und in der That, wenn die Nadel z. B. aus Eisen- und Platindraht bestand und darauf mit dem Galvanometer mittels Kupferdrähte verbunden wird, so werden an der Löthstelle der Kupferdrähte mit der »Nadel« stets Nebenströme entstehen (in Folge der Temperaturverschiedenheit an den Löthstellen), welche den Hauptstrom entweder schwächen oder verstärken werden. Hinzu kommen noch die in der Kette entstehenden Kommutatorenströme, Galvanometerströme etc., deren Entstehungsursache bis jetzt noch nicht genau bekannt ist[1]. Ich spreche hier noch nicht vom Aufstellen des Galvanometers in den magnetischen Meridian, von genauer Bestimmung der thermoelektrischen Konstanten[1] etc., welche Umstände auch ihren Einfluss auf die Genauigkeit der Resultate haben.

---

[1] Es ist zu verwundern, dass DUTROCHET (14) die eine Löthstelle seiner »Nadel« in den Insektenkörper von der Temperatur x^0 hineinsteckte, die andere dagegen nicht bei konstanter Temperatur hielt (z. B. in einem großen Gefäß mit flüssigem Paraffin), sondern diese zweite Löthstelle auch in ein Insekt steckte, welches todt war, und dessen Temperatur im gegebenen Moment höher oder niedriger als die Lufttemperatur sein konnte. Folglich konnte bei ihm der thermoelektrische Strom nur die Temperatur des lebenden Insektes nicht ausdrücken.

In Anbetracht dessen unternahm ich neue Untersuchungen über die Temperatur der Insekten, um so mehr, da ich als Physiker die nöthigen guten Apparate zu meiner Verfügung hatte und außerdem eine mehrjährige Erfahrung in den Messungen der thermoelektrischen Größen besitze[2].

Ich habe im Anfang mir zur Aufgabe gestellt, die eigene Temperatur der Insekten zuerst in Bulgarien, nachher aber bei denselben Arten in anderen Ländern zu bestimmen, und auf diese Weise die Frage über die geographische Verbreitung der Insekten klar zu stellen, wovon, wenn auch nur oberflächlich, schon RÖDEL (54) schreibt: »So hat man denn auch mit Recht das Vorkommen einzelner Species im hohen Norden, wo die Fauna sonst der allen Leben feindlichen Kälte weichen muss, erklärt aus der verschiedenen Resistenzfähigkeit der einzelnen Entwicklungsformen gegen den Frost« (p. 193).

Außerdem war meine Aufgabe das Bestimmen der Bedingungen, welche auf die eigene Temperatur der Insekten einer und derselben Art Einfluss haben, und zwar der Einfluss der Temperaturerhöhung der umgebenden Luft, hauptsächlich aber der Einfluss der Temperaturerniedrigung.

Bei diesen Beobachtungen stieß ich auf Erscheinungen, welche bis jetzt von anderen Forschern nicht beobachtet wurden, und welche die bis jetzt dunkel gebliebenen Fragen gut erklären können. Mir ist es nämlich gelungen, den »kritischen Punkt« der Insekten zu entdecken, der ihre Widerstandsfähigkeit gegen Kälte erklärt. Bezüglich dieser Frage sagt RÖDEL (54): »Woher die enorme Widerstandsfähigkeit der Insekteneier gegen Kälte komme, darüber ist zur Zeit noch lange keine genügende Erklärung gegeben, und es geht auch über den Zweck der vorliegenden Arbeit hinaus, eine solche zu versuchen« (p. 194).

Über diese Untersuchungen habe ich auf der 70. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Düsseldorf im September 1898 einen Vortrag gehalten (Abtheilung: Zoologie — Entomologie)[3]. Ein unbedeutender Theil dieser Untersuchungen ist in dem Entomologischen Jahrbuch von Dr. O. KRANCHER, Leipzig, VIII. Jahrgang, p. 121—131, 1898 veröffentlicht worden. —

Ich halte es für eine angenehme Pflicht, hier meinen herzlichen Dank folgenden Herren auszusprechen:

---

[1] P. BACHMETJEW, Hysteresis bei Thermoelementen. Journ. der russ. phys.-chem. Gesellsch. XXIX. p. 108. 1897.

[2] Meine thermoelektrischen Arbeiten sind veröffentlicht worden in: Journ. der russisch. phys.-chem. Gesellsch. in St. Petersburg: XVI, p. 81, 1883; XVI, p. 257, 1884; XVIII, p. 47, 1886; XXI, p. 364, 1889; XXIII, p. 220, 1891; XXIII, p. 301, 1891; XXIII, p. 370, 1891; XXIII, p. 430, 1891; XXIV, p. 1, 1892; XXV, p. 115, 1893; XXV, p. 138, 1893; XXV, p. 236, 1893; XXV, p. 256, 1893; XXIX, p. 108, 1897. — EXNER's Repertorium der Physik: XXVI, p. 705, 1890; XXVII, p. 442, 1891; XXVII, p. 625, 1891; XXVII, p. 607, 1891. — WIEDEMANN's Annalen der Physik: XLIII, p. 723, 1891. — Sitzungsber. der Akad. der Wissensch. in Wien: CIV, Abth. IIa, Februar 1895 etc.

[3] Vid. Tageblatt der 70. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Düsseldorf vom 19. bis 24. September 1898.

Herrn Dr. Rebel in Wien für liebenswürdige Mittheilung einiger Titel der betreffenden Litteratur,

Herrn Dr. Schischkow in Sophia für seine Hilfe bei einigen Beobachtungen,

Herrn Dr. Welbel für die freundliche Zusendung der nöthigen Bücher.

Einen besonderen Dank aber Herrn Dr. P. Leverkühn, Direktor der wissenschaftlichen Institute und der Bibliothek S. K. H. des Fürsten von Bulgarien, für das freundliche Durchsehen dieser Abhandlung im Manuskript und bei der Korrektur und für bibliographische Angaben.

Methode.

Die von mir gewählte Untersuchungsmethode beruht auf den Principien der Thermo-Elektricität.

Es ist aus der Physik bekannt, dass, wenn zwei Metalle an einander gelöthet sind, sie bei Erwärmung oder Abkühlung einen thermoelektrischen Strom erzeugen. Auf dieser selben Eigenschaft ist auch mein sogenanntes »elektrisches Thermometer« begründet.

Seine Konstruktion sowie die Vertheilung der anderen Apparate ist aus Fig. 1 ersichtlich.

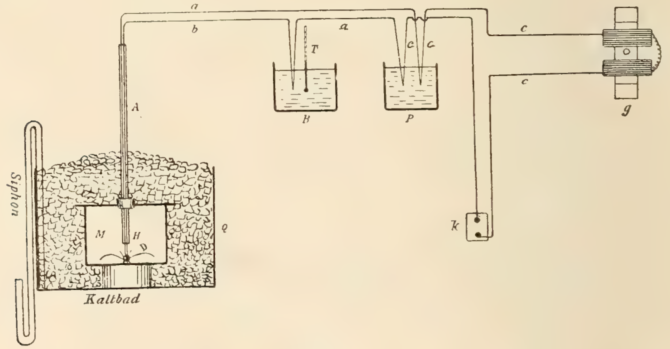


Fig. 1.

Das Schema der Vertheilung der gebrauchten Apparate: Die thermo-elektrische Nadel (D) ist in das Insekt hineingesteckt, welches sich im Gefäße M befindet. Dieses Gefäß befindet sich in einem größeren Gefäße Q, welches mit der Kältemischung gefüllt ist. Ein selbstthätiger Heber beseitigt aus dem Gefäße Q die unnöthige Flüssigkeit. Das Glasrohr A enthält zwei isolirte Drähte a (Nickelin) und b (Stahl). Der Draht a besteht aus Nickelin, während c und c Kupferdrähte sind. Das Gefäß B enthält Spiritus und P Paraffin (flüssig). T ist ein Thermometer, k Kommutator, g Galvanometer.

Es bezeichnen a und b feine Drähtchen ($2\,r = 0{,}1$ mm), das eine von Stahl, das andere von Manganin, welche im Punkte D zusammengelöthet sind. Sie sind durch Glasröhrchen A und H gezogen, durch welche sie isolirt werden; dabei ist das Mangandrähtchen an das Stahldrähtchen a_1 gelöthet und die Löthstelle in das mit Spiritus gefüllte Gefäß B gelegt, in welchem sich das Thermometer T befindet; die Drähtchen a und a_1 sind an die Kupferdrähtchen cc

gelöthet und ihre Löthstellen in das flüssiges Paraffin enthaltende Gefäß P getaucht. Eines der Drähtchen c ist mit dem WIEDEMANNschen Galvanometer g in Verbindung gebracht, das andere wird ebenfalls mit ihm verbunden, nachdem es aber zuerst einen Quecksilber-Kommutator passirt hat. Die Stärke des thermo-elektrischen Stromes wurde im Galvanometer g mittels eines Fernrohres, einer Skala und eines Spiegels beobachtet, wobei der letztere mit dem Magnet des Galvanometers verbunden war (Methode GAUSS und POGGENDORFF), was aber auf der Zeichnung nicht sichtbar ist.

Dabei ist Folgendes zu bemerken: Die Löthstellen der Drähte a und a_1 mit den Drähten c und c wurden desshalb in das Paraffinbad P getaucht, um bei Veränderung der Lufttemperatur das Erscheinen von sekundären thermo-elektrischen Strömen zu verhindern; obgleich das flüssige Paraffin, indem es als Isolator dient, seine Temperatur auch ändert, so geschieht dies so allmählich, dass, wenn die in ihm befindlichen Löthstellen nicht weit von einander liegen, man sagen kann, dass die Löthungen a mit c und a_1 mit c immer bei gleicher Temperatur verbleiben. Daher kommt es, dass bei Abwesenheit von Temperaturdifferenz zwischen den beiden Löthstellen die Entstehung von Nebenströmen unmöglich wird.

Der Kommutator K dient zur Kontrolle der Ruhelage (Rl) des Magnets im Galvanometer. Wenn durch das Galvanometer g ein elektrischer Strom fließt, wird dessen Stärke nach der Ablenkung des Magnets von seiner Ruhelage gemessen; diese Ruhelage ist aber nicht beständig, da die Magnetdeklination sich fortwährend ändert; besonders starke Abweichungen werden gegen 12 Uhr Mittags in Sophia beobachtet. Desshalb ist es nothwendig, die Skala, auf welcher die vom elektrischen Strome bewirkten Ablenkungen von der Ruhelage markirt werden, von Zeit zu Zeit so zu reguliren, dass das Fadenkreuz des Fernrohres mit der Null der Theilungen, wenn durch das Galvanometer kein Strom fließt, zusammenfällt; dieses wird mit Hilfe des Kommutators K erzielt.

Wenn ein Schmetterling oder ein anderes Insekt auf die Nadel D gesteckt wurde, musste, um seine Temperatur zu messen, nothwendiger Weise zuerst das elektrische Thermometer kalibrirt werden.

Zu diesem Zwecke wurde die Nadel D bei verschiedenen Temperaturen (t_1) in Wasser getaucht, wobei die Temperatur im Gefäß B (t_0) ständig verblieb, und die Stärke des elektrischen Stromes (n) im Galvanometer g wurde jedes Mal in Millimetern abgelesen (d. h. in Theilungen der Skala).

Somit, wenn die Temperatur der Nadel D z. B. 32,8° betrug, die Temperatur des Spiritus im Gefäß B 18,0° und der Strom im Galvanometer g die Stärke 109,1 mm hatte, ergiebt sich auf Grund des thermo-elektrischen Gesetzes, laut welchem die Stärke des thermo-elektrischen Stromes (n) proportionell der Temperaturdifferenz der beiden Löthstellen (d. h. in D und B), nämlich der Größe $t_1 - t_0$ ist, dass

$$\frac{n}{t_1 - t_0} = \frac{n_1}{t'_1 - t'_0} = \frac{n_2}{t''_1 - t''_0} = K \qquad \text{(I)}$$

oder in unserem Falle

$$K = \frac{109,1}{32,8 - 18,0} = 7,44.$$

Da die Größe t_1 der Löthstelle D in verschiedenen Fällen bei der Kalibrirung variirte, bringe ich hier eine kleine Beobachtungstabelle, welche veranschaulicht, dass die Größe K sich nicht immer als ständig ergab, die Abweichungen aber so minimale waren, dass man für K das arithmetische Mittel annehmen konnte.

t_1	K
32,8°	7,44
36,5	7,56
34,9	7,43
5,5	7,78
3,6	7,70
—2,6	7,54
—11,0	7,41
Mittel = 7,5	

Folglich ergiebt sich, wenn die Temperatur der Löthstelle D um 1,0° höher als diejenige der Löthstelle im Glase B ist, für die Stromstärke im Galvanometer 7,5 mm, und zwar bei derjenigen Aufstellung der Apparate, die ich gewählt hatte.

Die Berechnung der Temperatur eines Insektes geschah auf folgende Weise:

Aus der Formel (I) und zwar $\frac{n}{t_1 - t_0} = K$, wobei $t_1 = x$, ergiebt sich

$$\frac{n}{k} = x - t_0$$

oder

$$x = \frac{n}{k} - t_0.$$

Wenn wir nun für K seine Größe einsetzen, erhalten wir

$$x = \frac{n}{7,5} - t_0 \qquad \text{(II)}$$

Somit ist zur Bestimmung der Temperatur eines Insekts die Kenntnis von zwei Größen erforderlich: der Stromstärke (n) in Millimetern und der Temperatur des Spiritus (t_0) im Gefäße B.

Vorläufige Untersuchungen.

Zuerst wurde folgendes Experiment gemacht: eine Saturnia pyri ♂ (großes Nachtpfauenauge), welche sich am 13./25. April 1898 entpuppte, wurde mit dem Rücken (Thorax) auf die Nadel D gesteckt; dabei wurde das Röhrchen A auf einer Unterlage befestigt und unter die Füße des Schmetterlings ein glattes Brettchen gelegt, damit er sich von der Nadel nicht herunterreiße.

Die Messungen des thermo-elektrischen Stromes wurden jede halbe Minute und die Prüfungen der Ruhelage des Magnets im Galvanometer alle fünf Minuten vorgenommen. Die folgende Tabelle zeigt die gewonnenen Resultate.

13./25. April 1898. Saturnia pyri ♂ e. l.

Stunde	n	Temperat. des Schmetterlings (berechnet)	Bemerkungen
$10^{h}05'$	38,0	+20,9°	Auf den Flügeln befindet sich eine Bleibelastung.
10	29,0	19,6	
12	27,0	—	
13	33,0	—	
14	38,0	20,9	
15	34,0	—	
16	31,0	—	
17	27,5	19,5	Stark aufgeregt.
18	30,0	19,8	
19	36,5	20,7	
22	—	—	Die Flügel sind nicht belastet worden.
23	45,0	21,9	
23,5	50,0	—	
24	58,0	23,8	
24,5	66,0	24,9	Vollständig ruhig.
25	63,0	24,5	» »
25,5	59,0	—	» »
26	55,0	23,4	» »
26,5	51,0	—	» »
27	48,0	22,4	» »
27,5	45,0	—	» »
28	42,0	—	» »
28,5	39,5	21,1	Sehr aufgeregt.
29	43,0	21,6	» »
29,5	50	—	» »
30	57	23,6	» »
30,5	68	—	» »
31	71	25,6	Vollständig ruhig.

13./25. April 1898. Saturnia pyri ♂ e. l.

Stunde	n	Temperat. des Schmetterlings (berechnet)	Bemerkungen
$10^{h}31,5'$	64	+24,6°	Vollst. ruhig.
32	60	24,1	» »
32,5	55	23,4	» »
33	52	22,9	» »
33,5	45	—	» »
34	44,3	21,8	» »
34,5	42,5	—	» »
35	40,0	21,2	» »
35,5	37,5	—	» »
36	34,5	20,4	» »
36,5	33,0	—	» »
37	31,0	—	» »
37,5	30,0	19,8	Aufgeregt.
38	34,0	20,3	»
38,5	40,0	—	»
39	46,0	22,1	»
39,5	54,0	—	»
40	60,0	24,0	Ruhig.
40,5	54,5	—	»
41	51,0	22,8	»
41,5	47,5	—	»
42	44,0	21,8	»
42,5	40,5	—	»
43	38,7	21,0	»
43,5	36,3	—	»
44	34,5	20,5	»
44,5	32,0	—	»
45	30,8	19,9	»
45,5	29,2	—	»
46	28,2	19,5	»

13./25. April 1898. Saturnia pyri ♂ e. l.

Stunde	*n*	Temperat. des Schmetterlings (berechnet)	Bemerkungen
$10^h 46{,}5'$	27,0	—	Ruhig.
47	25,8	+19,2°	»
47,5	24,0	—	»
48	23,0	—	»
48,5	22,2	18,7	Aufgeregt.
49	26,5	—	»
49,5	33,0	—	»
50	39,0	21,1	»
50,5	41,0	—	»
51	50,0	22,6	Ruhig.
51,5	46,0	22,3	»
52	43,5	21,9	»
52,5	40,7	—	»
53	38,0	21,1	»
53,5	35,5	—	»
54	33,8	20,5	»
54,5	31,5	—	»

13./25. April 1898. Saturnia pyri ♂ e. l.

Stunde	*n*	Temperat. des Schmetterlings (berechnet)	Bemerkungen
$10^h 55'$	29,5	+19,9°	Ruhig.
55,5	28,0	—	»
56	26,5	19,5	»
56,5	25,3	—	»
57	24,2	19,1	»
57,5	23,0	—	»
58	22,1	18,8	»
58,5	21,5	—	»
59	20,8	18,6	»
59,5	20,0	—	»
$11^h 00'$	19,8	18,5	»
00,5	20,0	—	Aufgeregt.
01	27,0	19,5	»
01,5	33,0	—	»
02	39,0	21,3	»
02,5	46,0	22,3	Ruhig.
03	41,8	21,6	»

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, dass die Temperatur des Schmetterlings während der ganzen Beobachtungszeit nicht konstant blieb, sondern mehr oder weniger starken Schwankungen unterworfen war.

Um diese Temperaturschwankungen klarer zu veranschaulichen, stellen wir sie uns graphisch dar, indem wir als Ordinate die Temperatur des Schmetterlings und als Abscisse die Zeit in Minuten (s. Fig. 2) annehmen.

Aus der so gewonnenen Kurve ersehen wir, dass deren Minima mit dem Anfange der Flügelbewegung (s. die vorangehende Tabelle) und deren Maxima mit dem Eintreten der Ruhe des Schmetterlings zusammenfallen, d. h. dass während der Flügelbewegung des Schmetterlings seine Temperatur steigt und sofort fällt, sobald er seine Flügel zu bewegen aufhört.

Dieselbe Kurve zeigt uns noch, dass (angefangen von $10^h 28{,}5'$) die maximalen Temperaturerhöhungen des Schmetterlings immer geringer werden und die Minima immer niedriger werden, indem sie sich der Zimmertemperatur (17,5°) nähern.

Somit können wir sagen, dass der Schmetterling (Saturnia pyri) im Zustande der Ruhe die Temperatur der ihn umgebenden Luft besitzt. Dieser Schluss, wie wir weiter unten sehen werden, ist auch für Temperaturen unter Null richtig.

Dieses Resultat stimmt somit überein mit den Beobachtungen von Girard (20), H. Lecoq (38), Breyer (5), Becquerel (2), Hausmann (24), Nobili und Meloni (47) und Anderen. Nur Dutrochet (14) fand, dass der Insektenkörper im Ruhezustande manches Mal kälter als die umgebende Luft ist, obgleich auch bei ihm Insekten, welche sich im Wasserdampfe befanden, bei Bewegung eine höhere Temperatur hatten als im Zustande der Ruhe. Die bemerkenswertheste Übereinstimmung aber weisen die Ergebnisse Newport's (44) auf, welche er mit Cerura vinula (Harpyia vinula) gewann. So wie bei ihm dieser Schmetterling, so war auch bei mir Saturnia pyri zeitweise in Bewegung, beruhigte sich dann und bewegte sich wieder. Der allgemeine Temperaturgang des Insektenkörpers hat in unseren Versuchen denselben Charakter (obgleich Newport sein Thermometer an den Schmetterlingskörper nur anlegte, ich aber dasselbe in den Körper hineinsteckte).

Um die Frage zu lösen, welche maximale Temperatur ein Schmetterling, ohne zu sterben, aushalten kann, wurde folgendes Experiment angestellt:

Ein Glastrichter wurde mit seiner breiten Öffnung auf ein Sandbad, welches von unten durch eine Lampe gewärmt wurde, gestellt. In der schmalen Öffnung des Trichters befand sich das elektrische Thermometer *A* (Fig. 1), und unter den Trichter wurde auf die Nadel

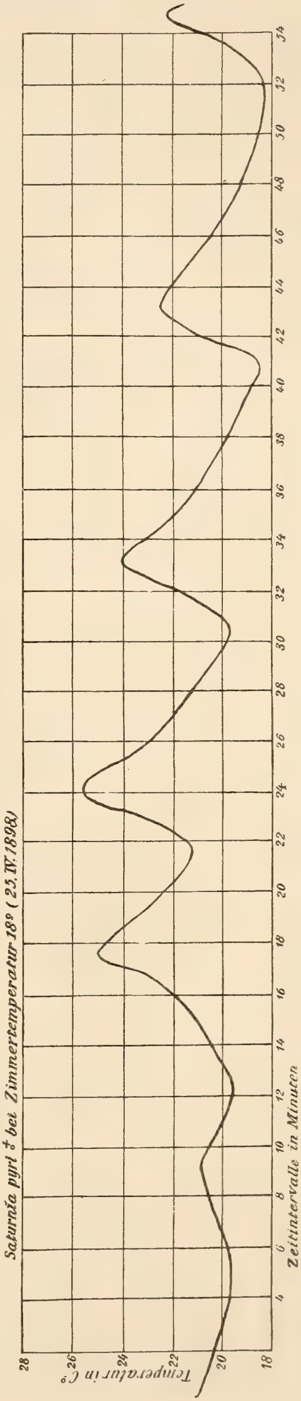


Fig. 2.

Die Kurve stellt den Gang der eigenen Temperatur von Saturnia pyri ♂ dar, bei +18° C. Zimmertemperatur.

D der Schmetterling Saturnia pyri ♀ e. l. gesteckt, welcher sich mit den Füßen auf ein Torfplättchen stützte.

In der unten angeführten Tabelle (im Auszug) sind die Zahlen für den elektrischen Strom (n) der Kürze halber weggelassen und die Temperatur (t_1) des Körpers des Schmetterlings schon ausgerechnet angegeben.

18./30. April 1898. Saturnia pyri ♀ e. l.

Stunde	t_1°	Bemerkungen.
$2^h26'$	20,7°	Der Schmetterling ist ruhig.
37	19,9	Das Luftbad ist erwärmt worden.
47	21,0	Die Lampe ist ausgelöscht.
48	23,2	
49	25,9	
50	28,8	
51	31,1	
52	33,2	
53	33,7	Im Trichter ist vom Sande Dampf gebildet worden.
54	35,8	
55	37,5	
56	38,9	
3^h00	37,8	Der Schmetterling ist ruhig.
02	38,3	» » » »
04	38,5	» » » »
06	38,3	» » » »
08	37,9	Das Bad wurde erwärmt und die Lampe nachher ausgelöscht.
12	37,9	
13	38,9	Der Schmetterling ist aufgeregt.
14	41,7	» » » »
16	43,4	» » » »
18	42,8	» » » »
20	42,7	Das Bad wurde wieder erwärmt und die Lampe ausgelöscht.
24	43,0	Der Schmetterling ist matt geworden.
28	44,5	» » » » »
31	45,0	» » » » »
39	45,7	Das Bad ist noch einmal erwärmt worden.
42	45,8	Der Schmetterling ist bewegungslos.
50	50,2	
56	53,3	

Hieraus ist zu ersehen, dass der Schmetterling (Sat. pyri) sehr unruhig wird bei ungefähr 39° und dass er stirbt, wenn die Temperatur seines Körpers 46° erlangt.

Diese Ziffern sind etwas höher als diejenigen, welche von anderen Forschern erzielt wurden. So fand Nicolet (46) das vitale Maximum für Podura similata bei + 35° C.; O. Bütschli (6) für Blatta orientalis — bei + 33° C. Bei H. Schulz (57) zeigte der Frosch bei + 35,5° C. Krämpfe und beruhigte sich bei + 33,6° C.

Ich gebe hier noch einige Daten für das vitale Maximum aus der Pflanzenphysiologie.

Max Schultze (56) untersuchte die Härchen der Staubfäden von Tradescantia virginica, die brennenden Härchen der Urtica urens und die Zellen der Blätter von Vallisneria spiralis und fand, dass die Temperatur, welche absolut tötlich auf das Protoplasma der Zellen wirkt, zwischen 47° und 48° liegt.

Julius Sachs (55) fand bei Untersuchungen von Vallisneria spiralis, dass dieselbe bei 45° stirbt, und erklärt die Nichtübereinstimmung seines Resultates mit demjenigen von Schultze dadurch, dass bei Schultze die Erwärmung der Pflanze auf diese Temperatur nur 2—3 Minuten, währenddem sie bei Sachs 10 Minuten dauerte.

Bei mir starb der Schmetterling Sat. pyri bei ungefähr 46°, welche Zahl zwischen denjenigen von Schultze und Sachs für das Protoplasma der Pflanzen liegt.

Eine merkwürdige Übereinstimmung zeigt aber die Temperatur, bei welcher der Schmetterling sehr unruhig zu werden beginnt (ca. 39°). Schultze äußert sich folgenderweise in Bezug auf Bewegung des Protoplasma bei den drei genannten Pflanzenarten: »Die Bewegung verlangsamt sich in allen Fällen von 38—40° an, kehrt aber, wenn die Temperatur nicht über 48° stieg, bei der Abkühlung meist bald zu der ursprünglichen Schnelligkeit zurück.«

Bei mir begann die Sat. pyri, vorher ruhig, bei 38,9° (um $2^h56'$) so stark zu flattern, dass sie sich von der Nadel *D* hinunterriss; vier Minuten später (um $3^h00'$) war die Temperatur des Schmetterlings nur 37,8°, und er beruhigte sich. Bei allmählicher Erwärmung des Sandbades stieg die Temperatur des Schmetterlings abermals und, bei 38,9° angelangt, begann er wieder zu flattern. Somit steht dieses Ergebnis in vollem Einklang mit den Beobachtungen Schultze's.

Bezüglich jener niedrigen Temperatur, bei welcher die Insekten noch leben, d. h. wenn sie während einer gewissen Zeit einer solchen Temperatur unterworfen waren, nachher aber in Zimmertemperatur wieder aufleben können, wurden folgende vorläufige Experimente gemacht.

Ein cylinderförmiges Glas ($2\,r = 80$ mm, $h = 60$ mm) wurde mit einem Glasplättchen bedeckt, welches in der Mitte eine Öffnung hatte, in die ein Quecksilber-Thermometer gestellt wurde. In der Mitte (auf der halben Höhe) war das Glas durch ein Stück Karton getheilt, auf welches die Insekten gelegt wurden. Dieses Glas wurde in gestoßenes Eis gestellt, welches, um die Kälte zu steigern, mit Kochsalz und Spiritus gemischt wurde.

Im Glase befanden sich Anfangs folgende Insekten: Käfer: Dorcadion sturmii, Dorc. rufipes, Larinus turbinatus und einige Zimmerfliegen.

Stunde:	$2^{h}09'$,	$2^{h}11'$,	$2^{h}13'$,	$2^{h}15'$,	$2^{h}17'$,	$2^{h}18'$,	$3^{h}22'$,	$3^{h}25'$
t^{0}:	=	+8,5°,	+4,1°,	+3,2°,	+1,9°,	+1,5°,	0,0,	0,0.

Nachdem das Glas geöffnet wurde, bewegte sich am stärksten Dorc. rufipes, Dorc. sturmii sehr schwach, und die Fliegen waren bewegungslos. Dann wurden alle herausgenommen, und nach einigen Minuten lebten alle, auch die Fliegen, auf.

In das Glas wurden wieder dieselben Arten in frischeren Exemplaren gesetzt:

Stunde:	$3^{h}27'$,	$3^{h}35'$,	$2^{h}39'$,	$3^{h}42'$,	$3^{h}45'$,	$3^{h}48'$,	$3^{h}50'$,	$4^{h}02'$,	$4^{h}06'$,
t^{0}:	–	–3,6°,	–4,3°,	–5,6°,	–7,1°,	–8,0°,	–8,4°,	–10,0°,	–10,2°.

Die Insekten waren bewegungslos und erwiesen sich, bei Zimmertemperatur auf den Tisch gelegt, alle als todt, ausgenommen die Fliegen, welche nach Verlauf von einigen Minuten wieder auflebten.

Ein weiterer Versuch zeigte Folgendes:

Stunde:	$4^{h}13'$,	$4^{h}14'$,	$4^{h}17'$,	$4^{h}19'$,	$4^{h}21'$,	$4^{h}25'$,
t^{0}:	—	—5,2°,	—5,9°,	—6,0°,	—6,0°,	—6,2°.

Die Insekten der vorherigen Arten, aus dem Glase genommen, lebten alle auf dem Tische wieder auf.

Endlich wurden dieselben Arten, aber neue Exemplare, in das Glas gelegt und einer stärkeren Kälte unterworfen, nämlich:

Stunde:	$4^{h}33'$,	$4^{h}38'$,	$4^{h}40'$,	$4^{h}43'$,	$4^{h}47'$,	$4^{h}50'$,	$4^{h}56'$,	$4^{h}57'$,
t^{0}:	–	–9,9°,	–11,1°,	–13,2°,	–15,2$_{1}$,	–15,9°,	–16,8°,	–17,0°.

Obgleich die Insekten, nachdem sie aus dem Glase genommen, über eine Stunde bei Zimmertemperatur (+ 21°) auf dem Tische gelegen, erholten sie sich nicht wieder.

Darauf wurde eine Reihe ähnlicher Experimente mit anderen Insekten gemacht, und zwar mit Schmetterlingen: Aporia crataegi, Polyommatus thersamon, Pol. alciphron v. gordius, Lycaena icarus, Lyc. astrarche, Vanessa atalanta, Nisoniades tages, Coenonympha pamphilus, Euclidia glyphica und mit Käfern: Larinus turbinatus, Cerambyx scopoli, Melasoma populi, Semiadalia 11-notata, Phytoecia affinis, Melolontha hippocastani, Dorcadion olympicus und mit einer Libellula depressa.

Stunde:	$9^{h}45'$,	$9^{h}58'$,	$10^{h}10'$,	$10^{h}16'$,	$10^{h}23'$,	$10^{h}58'$,	$11^{h}05'$,	$11^{h}08'$,
t^{0}:	+2,0°,	—1,2°,	—2,7°,	– 2,9°,	—3,8°,	– 6,9°,	—7,3°,	—7,5°.

Bei Zimmertemperatur lebten wieder auf nur: Cerambyx scopuli und Libellula depressa.

Bei einem weiteren Versuche wurden frische Exemplare genommen, wenn auch nicht alle Arten des 1. Versuches:

Stunde:	$11^h15'$,	$11^h30'$,	$1^h30'$,	$1^h38'$,	$1^h41'$,	$1^h47'$,	$1^h50'$,	$1^h53'$,
t^0:	—	—5,7°,	—2,9°,	—4,3°,	—5,0°,	—6,3°,	—6,7°,	—6,8°.
Stunde:	$2^h00'$,	$2^h03'$,	$2^h06'$,	$2^h08'$,	$2^h12'$,	$2^h16'$,	$2^h21'$,	$2^h25'$,
t^0:	–7,5°,	–8,0°,	–8,9°,	–9,4°,	–10,1°,	–10,5°,	–10,6°,	–10,2°.

Starben: Polyommatus alciphron v. gordius, Lycaena astrarche ♂, Phytoecia affinis, Semiadalia 11-notata, Melasoma populi, Cerambyx scopuli, Melolontha hippocastani, Dorcadion olympicus.

Lebten wieder auf bei Zimmertemperatur: Aporia crataegi, Lycaena astrarche ♀, Vanessa atalanta, Coenonympha pamphilus, Euclidia glyphica, Larinus turbinatus.

Die Versuche bei größerer Kälte zeigten:

Stunde:	$2^h35'$,	$2^h38'$,	$2^h43'$,	$2^h53'$,	$2^h59'$,	$3^h02'$,	$3^h05'$,	$3^h10'$,
t^0:	–4,2°,	–7,2°,	–11,3°,	–13,2°,	–13,8°,	–13,8°,	–13,7°,	–13,4°.

Starben: Polyommatus thersamon, Lycaena icarus ♀, Larinus turbinatus.

Lebten wieder auf: Coenonympha pamphilus.

Die letzte Schmetterlingsart, auf eine halbe Stunde wieder ins Glas gelegt, lebte bei $t = -18^\circ$ nicht wieder auf.

Zuletzt wurde eine Reihe Versuche vorgenommen mit Hauswanzen (Cimex lectularius), großen Fliegen, die sich bei mir aus den Puppen Saturnia spini entwickelt hatten, und einem Schmetterling Aporia crataegi.

Stunde:	$4^h26'$,	$4^h29'$,	$4^h33'$,	$4^h36'$,	$4^h30'$,	$4^h40'$,	$4^h42'$,	$4^h53'$,
t^0:	+0,4°,	—2,6°,	—4,4°,	—4,9°,	—5,1°,	—5,2°,	—5,2°,	—5,0°.

Alle Arten lebten bei Zimmertemperatur wieder auf.

Dieselben Arten, nur andere Exemplare:

Stunde:	$5^h00'$,	$5^h02'$,	$5^h03'$,	$5^h05'$,	$5^h07'$,	$5^h11'$,	$5^h18'$,	$5^h27'$,	$5^h28'$,
t^0:	–3,9°,	–5,8°,	–6,7°,	–8.1°,	–9,2°,	–10,7°,	–11,4°,	–11,5°,	–11,4°.

Alle Arten lebten wieder auf, jedoch von den 20 Exemplaren des Schmetterlings Ap. crataegi nur circa die Hälfte.

Somit sterben verschiedene Species bei verschieden niedrigen

Temperaturen, und das vitale Minimum variirt sogar bei einer und derselben Species, wie dies z. B. aus den Versuchen mit Ap. crataegi ersichtlich ist.

Es ist von Interesse, diese Daten mit denjenigen anderer Forscher zu vergleichen:

Pouchet (49) fand das vitale Minimum für Melolontha vulgaris einmal bei —18 bis —20° bei $1^1/_2$stündiger Einwirkung dieser Kälte; ein anderes Mal, als während 1 Stunde die Kälte von —14° einwirkte, starben von fünf Exemplaren zwei.

Ich bekam für eine verwandte Species, nämlich Melolontha hippocastani: Einwirkung der Kälte 3 Stunden; Anfangs —5,7°, am Ende —10,2°. Das Exemplar starb. D. h., dass in meinen Versuchen das vitale Minimum viel höher liegt als bei Pouchet.

Pouchet fand, dass Libellula compressa bei —16° während 3 Stunden stirbt. Bei mir starb die verwandte Species Libellula depressa bei —7,5° (Anfangs +2,0°) während 1 Stunde und 23 Minuten, d. h. wiederum nicht bei einer so niedrigen Temperatur wie bei Pouchet.

Da man nicht sagen kann, ob die der oben erwähnten Untersuchung unterworfenen Insekten die Temperatur der umgebenden Luft hatten, so ist es auch unmöglich aus den hier beschriebenen vorläufigen Versuchen genau zu ermitteln, bei einer wie niedrigen Temperatur die eine oder die andere Art stirbt. Zu diesem Zwecke wurde folgender Versuch mit dem im botanischen Garten der Hochschule eingefangenen Schmetterling Sphinx ligustri gemacht; bei diesem Versuche wurde das oben beschriebene Glas verwendet mit dem Glasdeckel, in dessen Öffnung jetzt nicht ein Quecksilberthermometer, sondern das elektrische Thermometer *A* (Fig. 1) sich befand und noch ein zweites ähnliches, für die Messung der Temperatur der Luft im Glase bestimmt (dieses letztere war mit einem anderen Galvanometer, auf dieselbe Weise wie das erstere, verbunden).

In der angeführten Tabelle ist somit unter *n* die Stärke des thermo-elektrischen Stromes vom Schmetterling und der umgebenden Luft zu verstehen. In der Kolumne »t_0 für Spiritus« befinden sich die Zahlen für die Temperaturen des Spiritus im Gefäße *B* (Fig. 1) und im Gefäße, welches zur Messung der Temperatur der umgebenden Luft dient. Die Kolumne t_1 enthält die ausgerechnete Temperatur des Schmetterlings und der umgebenden Luft.

15./27. April 1898. Sphinx ligustri

Stunde	n		t_0 für Spiritus		t_1		Bemerkungen
	für Schmetterling	für Luft	für Schmetterling	für Luft	für Schmetterling	für Luft	
3h41′	+ 28,0	—	14,2°	15,0°	+14,6	15,0°	
48	+ 15,2	—				15,0	
4h00	— 58,5	—12,0	14,0	14,9	+ 6,2		Das Bad besteht aus reinem Eis.
02	— 67,3	—32,0					
09	— 84,5	—35,5					
16	— 85,0	—35,6	14,0	14,6	+ 2,7	+ 0,4	Schwache Bewegung.
20	— 89,0	—36,0					» »
22	— 91,0	—36,1	13,9	14,5			» »
25	— 93,0	—36,5					» »
30	— 96,3	—36,9					» »
37	— 99,5	—36,3	13,8	14,2			» »
45	—101,3	—36,8					» »
50	—102,3	—36,5	13,7	14,2			» »
55	—103,2	—36,8			0,0	— 0,6	
5h02	—105,0	—39,0			— 0,3	— 1,6	Das Bad besteht aus Eis + NaCl.
04	—106,4	—40,2	13,7	14,0			
06	—108,2	—41,2					
09	—111,1	—42,5					
15	—119,5	—45,4			— 2,3	— 4,3	
20	—125,0	—47,0					
28	—133,0	—49,3	13,6	13,8			
34	—138,0	—50,8					
40	—141,9	—51,1			— 5,5	— 6,8	
45	—144,2	—51,7	13,5	13,7			
57	—147,4	—52,0					
6h12	—149,8	—52,0	13,4	13,6			
20	—150,8	—53,2			— 6,7	— 7,7	
40	—149,2	—51,5	13,3	13,6			Ist in diesem Bade die ganze Nacht gelassen.
16./28. April 1898.							
8h13′	— 99,2	—45,5	13,1	13,7	— 0,1	— 4,5	Ins Bad ist frische Luft eingelassen.
27	— 84,0	—42,3					
30	— 98,5	—47,0					
31	—103,5	—48,2					
32	—108,5	—49,6					
34	—116,0	—51,5					
36	—122,3	—52,7					
38	—127,6	—53,7	13,5	14,0	— 3,5		
40	—133,2	—54,3			— 4,3	— 7,7	
55	—153,5	—56,4			— 6,9		
9h01	—157,2	—56,7			— 7,3	— 8,6	Zum Eise ist Kochsalz beigemischt.
05	—160,6	—58,2	13,6	14,1	— 7,8	— 9,2	
10	—164,1	—60,0			— 8,3	— 9,8	
15	—167,1	—60,8			— 8,7	—10,0	Zum Eise ist noch Spiritus beigemischt.
24	—171,8	—61,1			— 9,3	—10,0	
28	—115,0	—59,0			— 1,7	— 0,1	
30	—119,0	—63,0			— 2,3	—10,6	
31	—123,0	—63,5			— 2,8	—10,8	
35	—116,0	—			— 1,9	+14,5	
36	—116,1	—			— 1,9	14,5	
37	—113,5	—				14,5	
39	—110,5	—				14,5	
41	—106,9	—				14,5	
43	—101,9	—				14,5	
45	— 89,0	—				14,5	
47	— 67,5	—				14,5	

16./28. April 1898. Sphinx ligustri

Stunde	n		t_0 für Spiritus		t_1		Bemerkungen
	für Schmetterling	für Luft	für Schmetterling	für Luft	für Schmetterling	für Luft	
$9^{h}50'$	— 48,5	—	13,8°			14,5°	Schien todt zu sein, lebte aber um 11^{h} wieder auf.
$2^{h}00$	+ 13,3	—	15,0	15,4°	+14,8	14,5	
10	— 0,2	— 3,5					
15	— 45,5	—23,0	14,8	15,3			
23	— 83,0	—31,2					
26	— 87,0	—32,7					
32	— 95,6	—35,2	14,5	15,2	+ 1,7	+ 1,1	Bewegt sich.
46	—152,5	—57,0					
47	—162,0	—61,0					
48	—172,0	—64,5					
49	—180,0	—67,0					
50	—187,0	—71,0					
51	—193,0	—72,0			—11,0	—14,0	
52	—198,5	—72,5			—12,5	—14,2	
53	—203,0	—73,0			—13,1	—14,4	
53½	—171,0	—59,0			— 8,8	— 8,8	
54	—176,5	—67,0			— 9,6	—12,0	
55	—180,2	—71,9	14,0	14,8	—10,0	—14,0	
58	—180,7	—72,0			—10,1	—14,0	
$3^{h}02$	—180,7	—72,5			—10,1		
14	—181,0	—71,2					
20	—184,8	—70,9					
23	—189,1	—70,8					
25	—192,6	—70,9			—12,0	—13,8	
27	—196,2	—70,6					
29	—199,5	—70,3					
32	—203,2	—70,2					
36	—207,3	—71,0	13,8	14,5	—13,8	—13,9	
39	—209,7	—71,5					
43	—211,8	—72,0					
48	—213,6	—72,6					Das Eis im Bade wurde hineingedrückt.
54	—214,8	—75,6					
$4^{h}00$	—215,0	—74,0			—14,9	—15,2	
02	—214,7	—74,0				—15,2	
16	—211,8	—73,0					
27	—207,0	—71,5	13,8	14,4	—13,8	—14,2	
37	— 99,0	—				+15,8	Bei Zimmertemperatur.
38	— 86,0	—				15,8	
39	— 81,0	—				15,8	
40	— 76,0	—				15,8	
41	— 73,5	—				15,8	
42	— 69,0	—				15,8	
43	— 66,5	—				15,8	
44	— 64,5	—				15,8	
45	— 63,0	—			+13,0	15,8	

Aus dieser Tabelle, obgleich nur im Auszug angeführt, ersehen wir Folgendes:

Sphinx ligustri, ins Eis gelegt, nahm die Temperatur des Eises (0,0°) erst nach 55 Minuten an (von $4^{h}00'$ bis $4^{h}55'$), wobei er noch schwache Bewegungen zeigte.

Dieser Schmetterling, bis zu dem Grade abgekühlt, dass sein

Körper um $6^h20'$ eine Temperatur von —6,7° zeigte, und die ganze Nacht im Eise gelassen, lebte dennoch, bei Zimmertemperatur gelassen, am folgenden Morgen wieder auf.

Das Bemerkenswertheste ereignete sich aber um $9^h28'$. Der Schmetterling kühlte sich vorher allmählich und ziemlich regelmäßig ab, und sein Körper zeigte um $9^h24'$ eine Temperatur gleich —9,3°; um $9^h28'$ aber stieg seine Temperatur plötzlich bis —1,7°, wonach er wieder sich abzukühlen begann. Nachdem er dann an der Luft bei Zimmertemperatur gelassen war, stieg seine Temperatur Anfangs langsam, dann aber immer rascher, bis er endlich um 11 Uhr wieder auflebte.

Nachdem er abermals ins Eisbad gelegt war, bewegte er seine Flügel noch bei einer Temperatur seines Körpers von +1,7°, wonach er, sich regelmäßig abkühlend, um $2^h53'$ wieder einen Temperatursprung zeigte, und zwar stieg seine Temperatur plötzlich während einer halben Minute bis —8,8°; nachher fuhr er fort, sich langsam bis —15,2° (um $3^h37'$) abzukühlen. Nachdem er dann bei Zimmertemperatur gelassen wurde, konnte er nicht mehr zum Leben gebracht werden.

Somit zeigt uns diese Tabelle das Vorhandensein einer besonderen Temperatur, bei welcher die Säfte des Schmetterlings erstarren; in Folge dessen entwickelt sich die latente Erstarrungswärme, welche ihrerseits die Temperatur des Schmetterlings auch erhöht. Dieser Umstand wirkt jedoch nicht tödlich auf den Schmetterling. Bei Wiederholung des Versuches begannen die Säfte des Schmetterlings schon bei einer niedrigeren Temperatur, als beim ersten Versuche, zu erstarren, und der Schmetterling starb erst, nachdem er eine Temperatur von —15,2° erreicht hatte.

Dass die Insekten einfrieren und, nachdem sie aufthauen, unter gewissen Bedingungen wieder aufleben, wurde von verschiedenen Forschern beobachtet.

So hat Nicolet (46) dem Erfrieren Podura similata unterworfen. Sie verblieben in der abkühlenden Mischung von —11° während 12 Stunden; als sie dann langsam aufthauten, lebten sie nach Verlauf einer Stunde auf und liefen eilig davon. Andere Exemplare wurden zum Erfrieren gebracht und in diesem Zustande während 10 Tagen gelassen, lebten dann wieder auf.

Rödel (54) beobachtete die Erstarrung bei den Ameisen bei 0°; der Tod trat jedoch nur bei Einwirkung einer Kälte von —19° während einer $^1/_2$ Stunde, oder bei Einwirkung einer Kälte von —15° während 3 Stunden ein.

Aus der im Anfang dieses Aufsatzes angeführten Litteratur ist es ersichtlich, dass die Insekten bei Abkühlung abhängig von der Zeit, während welcher die Kälte einwirkte, sterben; ob sie erst eine gewisse niedrige Temperatur erreichen müssen, ehe das andauernde Einwirken der Kälte ihren Tod zur Folge hat, ist aus den bis jetzt bekannten Beobachtungen nicht zu ersehen. Nur Rödel sagt, dass »völlig gefrorene Thiere, die einen Cirkulationsapparat besitzen, sich nicht wieder beleben«.

Die nicht erfrorenen, wenn auch abgekühlten Insekten sterben nicht, sondern sie verlieren nur bei einer gewissen Temperatur die Fähigkeit, sich frei zu bewegen, wie dies aus den Versuchen verschiedener Forscher ersichtlich ist:

So sagen Kirby und Spence (32), dass wenn Geotrupes stercorarius völlig erstarrt waren, die ihnen anhaftenden Milben ganz munter waren.

Wyman (64) fand, dass eine Wespe bei —25° nicht erstarrte und reflektorische Bewegungen beim Anrühren machte.

Decrosen (9) fand in Torferde bei —8° lebende Fliegen.

Dönhoff (10) beobachtete, dass Fliegen nach achtstündiger Einwirkung einer Kälte von —3° noch ihre Füße bewegten. Nach zwölfstündiger Einwirkung einer Temperatur von —$6^1/_4$° haben sie Scheintod, leben jedoch bei Erwärmen wieder auf. Nur eine Kälte von —10° während 3 Stunden tödtet sie völlig.

Rödel (54) sagt, dass mehrere Käferlarven verschiedener Gattungen eine Temperatur von —6° aushielten und starben, als sie »durch und durch gefroren waren«.

Derselbe Forscher beobachtete, dass die Puppen von Pieris brassicae bei —25° nicht sterben und dann, in ein warmes Zimmer gebracht, Schmetterlinge erzeugen.

Réaumur (50) stellte fest, dass Raupen von Vanessa cardui bei —15° R. nicht erfrieren. Die Puppen von Pieris brassicae sterben bei —16° R. nicht. Im Allgemeinen sterben die Puppen vieler Schmetterlinge bei —7° bis —8° R. nicht.

Spallanzani (59) behauptet, dass die Eier von Bombyx rubi eine Temperatur von —50° ohne Schaden für die Entwicklung aushalten.

Dass der Erstarrungspunkt bei verschiedenen Insekten verschieden ist, davon spricht Rödel (54). —

Es entsteht somit eine ganze Reihe von Fragen:

1) Welche Faktoren verhindern die erfrorenen Insekten, nach-

dem sie aufthauten, wieder aufzuleben, resp. ist die Ansicht Rödel's, dass durch und durch gefrorene Insekten nicht mehr belebt werden können, richtig?

2) Weisen alle Insekten einen »Temperatursprung« ihres Körpers auf, und wenn so, dann bei welchen Temperaturen?

3) Tritt bei Wiederholung des Versuches der »Sprung« stets bei einer niedrigeren Temperatur, als beim vorhergehenden Versuche ein?

4) Bis zu welcher Höhe steigt die Temperatur der Insekten nach dem »Sprunge« bei verschiedenen Arten?

5) Wie ist diese Überkühlung der Säfte der Insekten zu erklären?

6) Warum erfrieren die Insekten bei sehr verschiedenen Temperaturen und warum variirt diese Größe bei verschiedenen Exemplaren einer und derselben Art?

Antwort darauf geben die

Definitiven Experimente.

I. Wann tritt bei Einwirkung von Kälte der Tod der Insekten ein?

In den unten angeführten Tabellen führe ich der Kürze halber die Werthe für die Stromstärke nicht an und gebe nur die ausgerechnete Temperatur der den Schmetterling umgebenden Luft und die Temperatur seines Körpers.

18./30. April 1898. Saturnia pyri ♀ e. l.

Stunde	Temperatur der umgebenden Luft	Temperatur des Schmetterlings	Bemerkungen
11h53′	+16,4°	+31,7°	Der Schmetterling bewegt sich.
54	—	31,7	
57	+15,9	29,7	
12,07	—	19,7	Ins Eis gebracht.
2,22	— 0,8	0,2	
3,22	—	0,0	
3,43	— 9,9	—2,5	Bewegt sich nicht mehr.
3,44	—	—3,4	Eis + NaCl.
45	—11,9	—4,0	
46	—	—4,7	
47	—12,7	—5,4	
48	—	—5,8	
49	—13,2	—6,4	
50	—13,3	—6,8	Das Hammerklopfen auf den Tisch, auf welchem sich das Bad befand, hat keinen Einfluss auf die Abkühlung.
51	—13,4	—7,2	
52	—13,6	—7,6	
53	—	—8,0	
54	—13,7	—8,3	
55	—13,8	—8,6	
56	—14,1	—9,0	
57	—14,2	—9,2	

18./30. April 1898. Saturnia pyri ♀ e. l.

Stunde	Temperatur der umgebenden Luft	Temperatur des Schmetterlings	Bemerkungen
3h58′	—14,0°	—9,4°	
59	—12,7	—1,4	
4 00	—12,8	—1,4	
01	—12,9	—1,4	
03	—13,4	—1,5	
05	—13,5	—1,5	
06	—13,4	—1,5	
07	—	—1,5	
08	—13,4	—1,5	
10	—13,5	—1,5	
12	—13,8	—1,7	
14	—13,5	—1,9	
15	—13,5	—2,1	
19	+16,1	—2,2	
20	+16,1	—2,4	
21	»	—2,2	
23	»	—2,1	
24	»	—2,0	
25	»	—1,9	
27	»	—1,7	Bewegt sich noch nicht.
28	»	—1,5	» » » »
29	»	—1,4	» » » »
30	»	—1,5	» » » »
31	»	—1,2	» » » »
32	»	—0,3	» » » »
34	»	+3,5	» » » »
35	»	+5,0	» » » »

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, dass der Schmetterling, während er sich allmählich abkühlte, einen plötzlichen Temperatursprung von —9,4° auf —1,4° zeigte, wonach seine Temperatur während 11 Minuten ($3^h59'$ bis $4^h10'$) ständig verblieb. Dieser Umstand beweist, dass das Erstarren der Säfte noch nach dem »Sprung« fortdauerte.

Dieser Schmetterling lebte, nachdem er bei Zimmertemperatur auf den Tisch gelegt war, um $5^h20'$ desselben Abends wieder auf. Er blieb auch den folgenden Tag am Leben und legte während desselben viele Eier.

Es ist also hieraus ersichtlich, dass das alleinige Erstarren der Säfte des Schmetterlings dessen Tod nicht verursachen kann.

Ich führe hier noch eine in Abkürzung gegebene Beobachtungstabelle an:

13./25. April 1898. Saturnia pyri ♂ e. l.

Stunde	Temperatur der umgebenden Luft	Temperatur des Schmetterlings	Bemerkungen
$2^h05'$	— 1,5°	— 0,8°	
10	— 3,8	— 2,9	
15	— 5,0	— 4,3	
20	— 5,1	— 5,3	
25	— 5,1	— 6,0	
30	— 5,1	— 6,3	
35	— 5,1	— 6,4	
50	— 4,9	— 6,6	
3^h30	— 7,0	— 1,2	Ist bei der Zimmertemperatur gelassen.
35	— 9,0	— 4,7	Lebt auf.
40	—10,0	— 7,1	
45	—10,1	— 7,8	
50	—10,4	— 8,1	
55	—10,5	— 9,2	
4^h00	—10,5	— 9,7	
05	—10,4	— 9,8	
14	—11,0	—10,2	
20	— 8,7	—10,6	
25	—13,0	—11,6	
30	—15,0	— 1,1	
45	—14,0	— 4,1	
50	—13,8	— 8,4	
55	—13,2	—11,6	
5^h00	—13,0	—14,5	
10	—12,8	—15,6	
30	— 3,8	— 8,9	Das Eis ist entfernt worden.
50	+ 3,9	— 3,2	
6^h15	+10,8	0,0	Bei Zimmertemperatur.

Auch diese Tabelle zeigt, dass um $4^h25'$, als die Temperatur des Schmetterlings —11,6° betrug, dieselbe auf einmal bis —1,1° stieg, d. h., dass im Gange der Temperatur des Schmetterlings der in den vorhergehenden Tabellen erwähnte Sprung sich ereignete. Wenn wir den Schmetterling bald nachher aus dem Eisbade genommen hätten, so würde der Schmetterling auf Grund der vorhergehenden Tabelle wieder aufgelebt sein; der Schmetterling wurde aber dem weiteren Einwirken der Kälte ausgesetzt, und um $5^h10'$ zeigte sein Körper die niedrigste Temperatur von —15,6°. Alsdann wurde mit der Abkühlung nachgelassen, und um $6^h15'$ wurde der Schmetterling bei Zimmertemperatur (18°) liegen gelassen. Er konnte jedoch nicht wieder ins Leben zurückgerufen werden.

Auf Grund dieser Thatsachen kann man annehmen, dass der Schmetterling bei Abkühlung daran stirbt, wenn er nach dem Sprunge seiner Temperatur einer weiteren Abkühlung bis zu einem gewissen Grade unterworfen wird, wobei diese Temperatur jedenfalls, wie die

Tabelle vom 18./30. April zeigt, nicht höher als —2,5° und nicht über —15,6° sein muss (s. die eben angeführte Tabelle).

Um diese Temperatur genauer zu bestimmen, wurden Versuche mit dem Schmetterlinge Aporia crataegi ausgeführt, wobei zu jedem Versuche ein neues Exemplar genommen wurde.

22. Mai/3. Juni 1898. Aporia crataegi

Stunde	n		t_0 im Gefäße B		t_1 berechnet		Bemerkungen
	für Schmetterling	für Luft	für Schmetterling	für Luft	für Schmetterling	für Luft	
	I. Exemplar:						
$2^h58'$	—130,0	—71,8	20,9°	21,9°	+ 3,6	— 6,8	
3 00	—172,0	—79,4			— 2,0	— 9,9	
01	—186,5	—80,9					
02	—196,5	—81,1					
03	—204,3	—81,7					
04	—210,5	—82,1					
05	—215,8	—83,0					
06	—220,2	—83,0					
07	—224,0	—83,0					
08	—226,5	—83,3			— 9,1		
09	—228,8	—83,2			— 9,7		
10	—230,4	—83,0			— 9,9		
10½	—231,4	—82,0			—10,0	—11,0	
11	—165,0	—82,0	20,8	21,8	— 1,2	—11,0	Lebte bei Zimmertemperatur (21,5°) auf.
	II. Exemplar:						
$2^h08'$	—100,0	—50,1	21,5°	22,4°	+ 8,2	+ 2,3	
15	—144,5	—60,8					
20	—185,0	—78,2					
23	—202,3	—80,0					
24	—206,3	—80,5					
25	—210,2	—85,4			— 6,7	—12,0	
26	—214,9	—85,4			— 7,4		
27	—219,8	—86,8			— 8,0	—12,5	
27½	—166,3	—86,0	21,3	22,2	— 0,8		
28	—166,3	—86,2			— 0,8	—12,3	
29	—166,2	—85,9					
30	—166,2	—88,0					
31	—166,2	—88,2			— 1,0		
45	—204,0	—85,2			— 6,0		
46	—208,0	—85,0			— 6,5	—11,9	Lebte bei Zimmertemperatur auf.
	III. Exemplar:						
$3^h27'$	—163,0	—67,0	20,8°	21,8°	— 0,9	— 5,0	
29	—181,3	—67,8					
32	—191,8	—67,9					
34	—196,4	—74,0			— 5,5		
35	—200,5	—76,0			— 6,1	— 8,7	
36	—204,8	—	20,6		— 6,7		
36¾	—205,5	—			— 6,8		
37	—163,0	—76,8			— 1,1	— 9,0	
38	—163,8	—78,2			— 1,2		
40	—163,8	—79,1			— 1,3		
42	—165,2	—80,1			— 1,5		
46	—176,0	—81,0			— 3,0		
56	—226,8	—81,8			— 9,7	—11,2	
57	—228,0	—	20,4		—10,0	—	Ist gestorben.

Wie aus dieser Tabelle ersichtlich, zeigte der erste Schmetterling den »Sprung« bei —10,0°, wobei seine Temperatur bis —1,2° stieg. Er wurde sofort herausgenommen und lebte dann auf.

Der zweite Schmetterling zeigte den »Sprung« bei —8,0°, wonach seine Temperatur bis —0,8° hinaufstieg. Er wurde weiter abgekühlt und, nachdem seine Temperatur —6,5° erreicht hatte, aus dem Bade genommen, wonach er auflebte.

Der dritte Schmetterling zeigte den »Sprung« bei —6,8°, und die Temperatur seines Körpers stieg bis —1,1°. Nachher wurde er bis —10,0° abgekühlt und starb.

Dabei wurde bemerkt, dass, je eher der Schmetterling nach dem Sprung aus dem Bade genommen wird, desto kräftiger sein Leben sich äußert.

Somit ergiebt sich aus diesen Versuchen, dass ein Schmetterling dann stirbt, wenn die Temperatur seines Körpers nach dem Sprung wieder ungefähr bis auf diejenige heruntersinkt, bei welcher der Sprung stattfand.

Ich bringe hier im Auszug noch einige Tabellen, welche diesen Schluss bestätigen.

16./28. Mai 1898. Aporia crataegi.

Stunde:	$9^h,20'$	21	22	23	24	25	26	30	34	37
t_1 des Schmetterl.:	–8,8°	–9,0	–9,1	–9,2	–1,4	–1,5	–1,7	–3,5	–7,7	–9,6

Der Sprung fand hier bis —9,2° statt und der Schmetterling kühlte sich nachher bei —9,6° ab. Er starb.

28. Mai/9. Juni 1898. Vanessa cardui.

Stunde:	$9^h55'$	57	10^h00	01	02	03	03	04	12
t_1 des Schmetterl.:	–1,7°	–4,9	–6,2	–6,3	–6,8	–7,0	–1,0	–1,2	–7,2

Der Sprung fand bei —7,0° statt, und als der Schmetterling bis —7,2° sich abkühlte, starb er.

9./21. Mai 1898. Cerambyx scopoli.

Stunde:	$10^h36'$	38	39	40	58	$11^h14'$
t_1 des Käfers:	—8,4°	—8,6	—1,9	—2,2	—7,7	—11,4

Hier fand der Sprung bei —8,6° statt, und der Käfer wurde bis —11,4° abgekühlt. Er konnte nachher nicht belebt werden.

12./24. Mai 1898. Saturnia pyri ♂.

Stunde:	$2^h45'$	58	59	$3^h00'$	$3^h00,5$	3^h31
t_1 des Schmetterl.:	—2,3°	—8,8	—9,0	—9,3	—1,4	—4,0

Hier war der Sprung bei —9,3°. Nach der Abkühlung bis —4,0° lebte der Schmetterling wieder auf.

5./17. Mai 1898. Smerinthus ocellatus ♀.

Stunde:	$3^{\mathrm{h}}26'$,	32,	37,	38,	40,	40,5,	41,	45,	$4^{\mathrm{h}}11'$
t_1 des Schmetterl.:	+7,8°,	+2,6,	−0,8,	−1,7,	−3,7,	−1,2,	−1,1,	−1,1,	−9,2.

Hier fand der Sprung bei —3,7° statt, und der Schmetterling wurde nachher bis —9,2° abgekühlt. Er starb.

23. Juni/5. Juli 1898. Oryctes nasicornis ♀.

Stunde:	$11^{\mathrm{h}}01'$,	44,	45,	45,5,	47
t_1 des Käfers:	+1,0°,	—7,6,	—7,7,	—1,4,	—1,4

Dieser Käfer lebte wieder auf.

1./13. Juli 1898. Cetonia aurata ♀.

Stunde:	$11^{\mathrm{h}}18$,	19,	$19^3/_4$,	20,	21,	32,	38
t_1 des Käfers:	—2,9°,	—4,7,	—5,5,	—1,9,	—2,1,	—3,6,	—5,9

Dieser Käfer zeigte den Sprung bei —5,5° und lebte, nachdem er bis —5,9° abgekühlt wurde, nicht mehr auf.

24. Juni/6. Juli 1898. Pieris rapae ♂.

Stunde:	$3^{\mathrm{h}}45'$,	$4^{\mathrm{h}}05'$,	06,	07,	07,	08,	14
t_1 des Schmetterl.:	—1,8°,	—9,6,	—10,2,	—10,7,	—1,5,	—1,6,	—7,6

Der Sprung war hier bei —10,7° und, als der Schmetterling nachher bis —7,6° abgekühlt wurde, lebte er wieder auf, nachdem er bei Zimmertemperatur liegen gelassen war.

25. Juni/7. Juli 1898. Carabus cancellatus.

Stunde:	$2^{\mathrm{h}}17'$,	18,	$18^3/_4$,	$18^3/_4$,	19,	30,	39
t_1 des Käfers:	+0,3°,	—1,9,	—2,8,	—1,4,	—1,4,	—1,8,	—2,8

Der Käfer wurde nach dem »Sprunge«, welcher bei —2,8° stattfand, bis —2,8° abgekühlt und lebte wieder auf, nachdem er 4 Minuten bei Zimmertemperatur verblieben war.

Ich lasse hier noch eine große Anzahl von solchen Tabellen aus, da wir ähnliche Werthe in den weiter unten angeführten Tabellen finden werden. Jetzt aber wollen wir die erhaltenen Werthe zusammenstellen.

Datum	Name	Der »Sprung« fand statt bei einer Temperatur von	Die Temperatur stieg bis	Die darauf folgende Abkühlung dauerte bis	Bemerkung
16./28. V.	Aporia crataegi	— 9,2°	—1,4	— 9,6	todt
22. V./3. VI.	» »	—10,0	—1,2	— 1,2	lebend
» »	» »	— 8,0	—0,8	— 6,5	»
» »	» »	— 6,8	—1,1	—10,0	todt
13./25. IV.	Saturnia pyri ♂	—11,6	—1,1	—15,6	»
18./30. IV.	» » ♀	— 9,4	—1,4	— 2,4	lebend
12./24. V.	» » ♂	— 9,3	—1,4	— 4,0	»
15./27. IV.	Sphinx ligustri	— 9,3	—1,7	— 2,8	»
16./28. IV.	» »	—13,1	—8,8	—13,8	todt
28. V./9. VI.	Vanessa cardui	— 7,0	—1,0	— 7,2	»
9./21. V.	Cerambyx scopoli	— 8,6	—1,9	—11,4	»
5./17. V.	Smerinthus ocellatus ♀	— 3,7	—1,2	— 9,2	»
23. VI./5. VII.	Oryctes nasicornis ♀	— 7,7	—1,4	— 1,4	lebend
1./13. VII.	Cetonia aurata ♀	— 5,5	—1,9	— 5,9	todt
24. VI./6. VII.	Pieris rapae ♂	—10,7	—1,5	— 7,6	lebend
25. VI./7. VII.	Carabus cancellatus	— 2,8	—1,4	— 2,8	»

Aus dieser Tabelle ist deutlich ersichtlich, dass, wenn die Temperatur, bis zu welcher das Insekt nach dem »Sprung« abgekühlt wurde, gleich oder höher war als diejenige, bei welcher der »Sprung« stattfand, das Insekt noch zum Leben gebracht werden konnte; wenn jedoch das Insekt unter die Temperatur des »Sprunges« abgekühlt wurde, so starb es.

Da Julius Sachs (55) in seinem Buche schreibt, dass der Tod der Pflanzen durch die Art des Aufthauens nach dem Erfrieren bedingt wird, d. h. ob dieses Aufthauen rasch oder langsam vor sich geht, sah ich mich veranlasst, auch in dieser Richtung Versuche zu veranstalten.

6./18. Juni 1898. Aporia crataegi.

Stunde: 9^h40, 9^h45, 9^h50, 9^h54, 9^h55, 9^h55, 10^h05, 10^h20
t des Schmetterl.: +2,9, —2,5, —6,9, —8,3, —8,7, —0,9, —4,5, —8,6

Nachher wurde der Schmetterling an die Sonne gelegt (Temperatur ca. 40°). Nach Verlauf einiger Minuten lebte er auf.

Während meiner zahlreichen Versuche gelang es mir sogar zu beobachten, dass, wenn nach dem Sprunge bei weiterer Abkühlung die Temperatur des Schmetterlings etwas höher als diejenige des Sprunges war, der Schmetterling wieder aufzuleben pflegte, nachdem er sofort herausgenommen und in ein Luftbad bei 70° gelegt war. Besonders deutlich äußerte sich das bei dem Käfer Cetonia aurata.

Diese Versuche zeigen also, dass die Art des Aufthauens der

Insekten nach dem Erstarren ihrer Säfte keinen merkbaren Einfluss auf deren Aufleben hat. In der That: nachdem Aporia crataegi nach dem Sprunge auf eine ganze Nacht ins Eis bei 0° gelegt war, hatte sie, wie man sagen könnte, genug Zeit gehabt, damit ihre Säfte wieder langsam aufthauten, da der normale Erstarrungspunkt ihrer Säfte in unserem Falle —1,7° und —0,9° war; trotzdem waren bei Zimmertemperatur beide Exemplare am folgenden Tage todt.

Dasselbe zeigen auch entgegengesetzte Versuche, und zwar, statt den Schmetterling langsam aufzuthauen, wurde die Aporia crataegi plötzlich an die Luft bei einer Temperatur von +40° gelegt, nachdem sie eine vorherige Temperatur von —8,6° hatte. Ungeachtet eines solchen raschen Aufthauens lebte der Schmetterling jedoch nach Verlauf einiger Minuten auf. Dasselbe zeigen die Versuche mit Cetonia aurata im Luftbade bei 70° (gewiss hatte Cetonia aurata diese Temperatur nicht, für uns aber ist hier die große Schnelligkeit des Aufthauens des Käfers von Wichtigkeit, welche natürlich hierbei stattfinden musste).

Aus diesen Versuchen ist abermals die Bestätigung des oben gezogenen Schlusses bezüglich der Bedingungen für das Eintreten des Todes der Insekten bei Abkühlung ersichtlich, und zwar:

Im ersten Falle zeigte Aporia crataegi den Sprung bei —7,2°, als sie dann bis —7,25° abgekühlt wurde, starb sie.

Im zweiten Falle war der Sprung bei —10,0°, und die Abkühlung dauerte bis —11,5°. Auch in diesem Falle starb der Schmetterling.

In den beiden Fällen war die weitere Abkühlung unter der Temperatur des Sprunges.

Im dritten Falle wurde die weitere Abkühlung nicht unter die Temperatur des Sprunges gebracht, sondern blieb auf —8,7 (—8,6) = 0,1° höher, und der Schmetterling lebte auf.

In Anbetracht der Wichtigkeit der Temperatur, bei welcher der Sprung stattfindet, für das Insektenleben, schlage ich vor, dieselbe den »kritischen Punkt« zu nennen.

Auf Grund der sich aus diesem Kapitel ergebenden Resultate zur Lösung der Frage bezüglich des Moments des Eintretens des Todes der Insekten bei Abkühlung ist es von Interesse, die Forschungen früherer Experimentatoren in dieser Richtung von dem neuen Gesichtspunkte aus zu beleuchten.

Im Jahre 1880 schreibt C. Semper (58) in Bezug auf diese Frage Folgendes:

»In Bezug auf die Fähigkeit mancher Thiere oder selbst einzelner Organe derselben, das Einfrieren zu ertragen, ohne nach dem Aufthauen das Mindeste von ihrer Lebensfähigkeit eingebüßt zu haben, liegen wohl zahlreiche Beobachtungen, aber so gut wie gar keine konsequent durchgeführte Experimentreihe vor.«

Sechs Jahre später sagt schon RÖDEL (54): »Es scheint mir, dass das Gefrieren des gesammten Blutes ein Hauptgrund ist, wesshalb das Gefrieren schädlich auf den thierischen Organismus wirkt.«

Zu gleichem Resultat ist auch POUCHET (49) gelangt.

Dass thatsächlich nicht alle Bestandtheile des Insektenkörpers zugleich erstarren, zeigen die Versuche RÖDEL's; und zwar »erstarrte zuerst der Inhalt des Darmtractus und die Gefäßschicht, nach einer Stunde (die Temperatur war mittlerweile auf —4° gesunken) erwies sich das Hautparenchym fest und zu allerletzt, nach zwei Stunden, zeigte sich die Fettschicht noch ungefroren. Erst eine Verminderung der Temperatur auf —10° brachte sie zum Gefrieren; dieselbe Behandlung führte auch den Tod der unversehrten Exemplare herbei«.

Meine Versuche zeigen, dass bei Abkühlung des Insektes bis zum kritischen Punkte und bei der darauf folgenden plötzlichen Erhöhung der Temperatur des Insektes nicht alle seine Säfte auf einmal erfrieren, sondern nach und nach bei weiterem Abkühlen zum Erstarren gebracht werden.

Die Versuche RÖDEL's mit der Erstarrung der Insektensäfte außerhalb des Insektenkörpers, z. B. in einem Reagensglas, zeigen, dass dieselben bei —2°, —3° erstarren.

Meine Versuche, auf Grund des Temperaturganges des Insektes, welches sich in einem kalten Luftbade befindet, zeigen, dass der normale Erstarrungspunkt der Insektensäfte bei verschiedenen Temperaturen liegt, und zwar für verschiedene Species in den Grenzen zwischen —0,8° und —8,8°.

Die Versuche RÉAUMUR's (50), dass der Saft bei nicht geköpften und geköpften Raupen von Vanessa cardui sogar bei —15° nicht erstarrt, zeigen, dass die Überkühlung der Säfte, welche ich an anderen Insekten beobachtete, in keiner Abhängigkeit davon steht, ob das Insekt lebt oder todt ist. Analoge Versuche RÖDEL's (1886) mit Raupen von Smerinthus populi zeigen dasselbe.

Somit kann die Meinung WYMAN's (64), dass das Insekt, um der Kälte zu widerstehen, eine innere Wärmequelle besitzen muss, nicht als richtig bezeichnet werden.

Eben so unrichtig ist auch die Behauptung WYMAN's: »Welchen bedeutenden Schutz gegen die Kälte der Puppe ihre Decke bot, beweist der Umstand, dass der flüssige Saft, nachdem er aus der Puppe ausgepresst war, sofort erstarrte.« Freilich waren hier die Säfte der Puppe im überkühlten Zustande, und, als sie ausgepresst waren, erstarrten sie bei normalem Erstarrungspunkte der Säfte.

Eben so lässt sich der unklare Ausdruck Rödel's: »verschiedene Resistenzfähigkeit der einzelnen Entwicklungsformen gegen den Frost« durch verschiedene Grade der Überkühlung der Insektensäfte in verschiedenen Stadien erklären.

Warum die Säfteüberkühlung bei verschiedenen Arten und Entwicklungsformen verschieden ist, erkläre ich am Schlusse der gegenwärtigen Abhandlung.

Die längst von Spallanzani (59) gemachten Beobachtungen, wonach die Eier des Bombyx rubi keinen Schaden erleiden, wenn sie während dreier Stunden einer Temperatur von —50° ausgesetzt sind, zeigen, dass die Überkühlung der flüssigen Bestandtheile des Eies eine sehr niedrige Temperatur erreicht eben darum, weil diese Bestandtheile sich in einer von allen Seiten geschlossenen Decke befinden; andernfalls würde der flüssige Inhalt bei einer viel kleineren Kälte erstarrt sein, wenn er in einem offenen Gefäße stände.

Die zahlreichen Versuche verschiedener Forscher in Bezug auf das vitale Minimum gaben verschiedene Resultate bei verschiedener Dauer der Einwirkung einer gewissen niedrigen Temperatur in Folge nachstehender Umstände:

Das Insekt stirbt, wie meine Versuche es zeigen, wenn es nach der Erreichung des kritischen Punktes und der darauf stattfindenden Erhöhung der eigenen Körpertemperatur wieder bis zum kritischen Punkte (oder niedriger) abgekühlt wird.

Nehmen wir für unsere Betrachtung ein Beispiel aus den Versuchen Rödel's, und zwar seine Beobachtungen bezüglich der Musca domestica. Dieses Insekt starb bei ihm nach 5 Minuten bei —12°, nach 20 Minuten bei —8° und nach 40 Minuten bei —5°. Mir ist der kritische Punkt dieser Fliege noch nicht bekannt, wenn wir ihn aber beispielshalber als —5° annehmen und den normalen Erstarrungspunkt ihrer Säfte = —2°, so bekommen wir die folgende Vorstellung:

Als die Musca domestica in ein kaltes Bad bei —12° gelegt wurde, kühlte sie sich rasch bis —5° ab, und dann in Folge plötzlicher Erstarrung der Säfte erwärmte sie sich bis —2°, dann aber kühlte sie sich wieder bis —5° ab und später noch mehr und musste folglich sterben. Im zweiten Falle, wo das Bad nur —8° hatte, dauerte die Abkühlung bis —5° und dann von —2° bis —5°, auf Grund des Gesetzes von NEWTON selbstverständlich länger, d. h. anstatt 5 Minuten, wie im ersten Falle, 20 Minuten. Im dritten Falle müsste dieser Vorgang in Folge geringerer Kälte des Bades (—5°) noch länger dauern, d. h. 40 Minuten. Man könnte sicher behaupten, dass wenn das Bad im vierten Falle nur —4° hätte, das Insekt nicht gestorben wäre, da seine Säfte nicht erstarren konnten, und folglich wäre der kritische Punkt nicht erreicht.

Was geschehen würde, wenn die in den Umständen des dritten Falles sich befindende Fliege nach Erstarrung ihrer Säfte und der darauf stattfindenden Erhöhung der eigenen Temperatur bis —2° in das Bad des vierten Falles (d. h. bei —4°) übertragen würde, ist nicht besonders leicht zu beantworten. In der That könnte sie zum zweiten Mal den kritischen Punkt (—5°) nicht erreichen, ihre Säfte aber sind nicht mehr flüssig, sondern stellen eine harte Masse dar (obgleich einige Bestandtheile ihres Körpers auch flüssig blieben, wie RÖDEL in Bezug auf die Fettschicht sagt). Nach meiner oben erwähnten Regel muss dieses Insekt in den gesagten Umständen am Leben bleiben, resp. wieder aufleben, wenn es in warme Luft gelegt würde. Wie lange kann es aber in dieser Art lethargischen Schlafes, ohne seine Lebensfähigkeit zu verlieren, verbleiben?

Diese Frage, deren Wichtigkeit ein Jeder einsehen wird, hoffe ich im laufenden Jahre für verschiedene Insekten und einige Warmblütige zu lösen. (Ich erwähne dies nur, um mir hiermit die Priorität zu bewahren.)

Es bleibt mir nunmehr noch übrig, diejenigen Fälle zu besprechen, wo einige Exemplare einer und derselben Species, in ein Luftbad von gleicher Temperatur gesetzt, nach Verlauf einer gewissen Zeit, nicht alle zugleich, sterben. Einen solchen Fall hatte POUCHET mit Engerlingen von Melolontha vulgaris, wo von fünf Exemplaren bei —14° nach Verlauf einer Stunde nur zwei Exemplare starben. Einen gleichen Fall hatte auch ich, indem von 20 Exemplaren von Aporia crataegi bei —11,4° nach 28 Minuten nur circa die Hälfte gestorben war.

Dieser Fall erklärt sich dadurch, dass verschiedene Exemplare einen verschiedenen kritischen Punkt haben, obwohl man nicht leugnen kann, dass es möglich sei, dass die Abkühlung der verschiedenen Exemplare in Folge ihrer verschiedenen Größe etc. mit ungleicher Schnelligkeit vor sich ging.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass der Begriff vom vitalen Minimum ein komplicirter ist und außerhalb der Vorstellung vom kritischen Punkte undenkbar ist. Obgleich das vitale Minimum seiner Größe nach dem kritischen Punkte gleich kommt, so stirbt doch das Insekt erst dann, wenn es, im gegebenen Luftbade gelassen, abermals den kritischen Punkt erreicht hat.

II. Welche Faktoren beeinflussen den „kritischen Punkt" und die normale Temperatur der Säfteerstarrung der Insekten?

Es war schon aus den vorhergehenden Tabellen ersichtlich, dass der »kritische Punkt« bei verschiedenen Insekten-Arten nicht gleich ist und sogar bei verschiedenen Exemplaren einer und derselben Art in gewissen Grenzen variirt.

Wir wollen zuerst sehen, wie er bei verschiedenen Arten und verschiedenen Individuen einer und derselben Art zu variiren pflegt.

Ich lasse hier alle Beobachtungstabellen weg und bringe nur deren Resultate, wobei in der Kolumne »Differenz« diejenigen Zahlen angeführt sind, welche die Differenz zwischen dem kritischen Punkte und der Temperatur, bis zu welcher der Körper des Schmetterlings nach dem Sprunge sich erwärmt hatte, zeigen.

L fd. Nr.	Datum (neuen Stiles) 1898	Name	Der kritische Punkt	Die Temperatur stieg darauf bis	Differenz	Wurde nach dem Sprunge abgekühlt bis	Bemerkungen
		Schmetterlinge					
1	3. VI.	Aporia crataegi	— 8,0	—0,8	7,2	— 6,5	lebte auf.
2	3. VI.	» »	—10,0	—1,2	8,8	— 1,2	» »
3	3. VI.	» »	— 6,8	—1,1	5,7	—10,0	starb.
4	28. V.	» »	— 9,2	—1,4	7,8	— 9,6	»
5	10. VI.	» »	— 7,2	—1,2	6,0	— 7,25	»
6	10. VI.	» »	— 9,9	—1,2	8,7	— 7,7	»
7	29. V.	» »	—11,0	—1,7	9,3	—11,5	»
8	15. VI.	» »	—10,9	—1,1	9,8	— 1,1	lebte auf.
9	13. VI.	» »	— 6,2	—0,7	5,5	— 8,5	starb.
10	18. VI.	» »	— 8,7	—0,9	7,8	— 8,6	lebte auf.
11	17. VI.	» »	— 6,9	—0,8	6,1	— 0,9	» »
12	17. VI.	» »	— 7,9	—0,9	7,0	— 6,4	» »
13	30. IV.	Saturnia pyri ♀	— 9,4	—1,4	8,0	— 2,4	» »
14	25. IV.	» » ♂	—11,6	—1,1	10,5	—15,6	starb.
15	24. V.	» » ♂	— 9,3	—1,4	7,9	— 4,0	lebte auf.
16	27. IV.	Sphinx ligustri	— 9,3	—1,7	7,6	— 2,8	» »
17	28. IV.	» »	—13,1	—8,8	4,3	—15,2	starb.
18	5. VII.	» »	— 2,5	—1,2	1,3	— 1,6	lebte auf.
19	17. V.	Smerinthus ocellatus ♀	— 3,7	—1,2	2,5	— 9,2	starb.
20	31. V.	Phalera bucephala	—11,0	—1,4	9,6	— 2,9	»
21	4. VI.	Pieris rapae	— 8,6	—8,2	0,4	— 9,1	lebte auf.
22	6. VII.	» »	—10,7	—1,5	9,2	— 7,6	» »

Lfd. Nr.	Datum (neuen Stiles) 1898	Name	Der kritische Punkt	Die Temperatur stieg darauf bis	Differenz	Wurde nach dem Sprunge abgekühlt bis	Bemerkungen
		Schmetterlinge					
23	6. VII.	Pieris rapae	— 9,5	—2,0	7,5	— 7,4	lebte auf.
24	21. VII.	» »	—12,0	—2,1	9,9	—10,4	starb.
25	22. VII.	» »	—	—1,3	—	— 1,4	lebte auf.
26	22. VII.	» »	—	—1,3	—	— 1,4	» »
27	4. VI.	Plusia gamma	— 7,8	—1,6	6,2	— 1,7	starb.
28	4. VI.	» »	—10,3	—2,0	8,3	— 7,0	»
29	8. VI.	Cossus cossus ♀	— 7,5	—1,0	6,5	— 6,4	lebte auf.
30	21. VI.	» »	— 8,3	—1,2	7,1	— 6,0	starb.
31	9. VI.	Vanessa cardui	— 7,0	—1,0	6,0	— 7,2	»
32	13. VI.	» »	— 4,7	—0,1	4,6	— 2,8	lebte auf.
33	6. VII.	» »	— 6,9	—0,9	6,0	— 2,8	» »
34	22. VI.	Epinephele janira ♀	— 6,8	—0,8	6,0	— 5,6	» »
35	13. VII.	Heliothis armiger	— 8,7	—1,3	7,4	— 1,4	» »
36	22. VI.	Vanessa atalanta	— 8,1	—0,8	7,3	— 1,2	» »
37	20. VII.	» »	— 8,5	—1,1	7,4	— 1,5	» »
38	23. VII.	» »	— 6,9	—1,2	5,7	— 1,3	» »
39	23. VII.	» »	— 2,1	—1,3	0,8	— 2,7	» »
40	28. VII.	Satyrus hermione ♂	— 9,0	—1,2	7,8	— 1,4	» »
41	28. VII.	Lycaena corydon ♂	— 7,2	—1,2	6,0	— 1,4	» »
42	28. VII.	» » ♂	— 7,0	—1,2	5,8	— 1,4	» »
43	28. VII.	» » ♀	— 9,0	—1,4	7,6	— 2,7	» »
44	9. VIII.	Deilephila euphorbiae	— 8,6	—1,2	7,4	— 9,2	starb.
45	5. VIII.	Papilio podalirius ♀	—12,1	—1,2	10,9	— 1,9	lebte auf.
46	21. VII.	» »	— 9,9	—1,3	8,6	— 1,3	» »
47	20. VII.	Ocneria dispar ♀	— 9,1	—1,3	7,8	— 1,7	» »
48	23. VII.	Apatura ilia v. clytia	—10,1	—1,3	8,8	— 1,8	» »
49	22. VII.	Vanessa atalanta	— 1,7	—1,3	0,4	—14,4	starb.
		Käfer					
50	21. V.	Cerambyx scopoli	— 8,6	—1,9	6,7	—11,4	»
51	5. VII.	Oryctys nasicornis ♀	— 7,7	—1,4	6,3	— 1,4	lebte auf.
52	23. VI.	Calosoma sycophanta	— 6,1	—1,1	5,0	— 1,3	» »
53	13. VII.	Cetonia aurata ♂	— 4,5	—1,7	2,8	— 1,8	» »
54	13. VII.	» » ♀	— 5,5	—1,9	3,6	— 5,9	starb.
55	15. VII.	» »	— 6,0	—1,8	4,2	— 2,1	lebte auf.
56	15. VII.	» »	— 7,1	—2,5	4,6	— 2,5	» »
57	15. VII.	» »	— 7,4	—2,8	4,6	— 2,8	» »
58	15. VII.	» »	— 7,0	—1,9	4,1	— 3,4	» »
59	7. VII.	» »	— 3,3	—1,2	2,1	—	—
60	7. VII.	» »	— 3,8	—1,1	2,7	— 1,2	lebte auf.
61	8. VII.	» »	— 5,3	—1,3	4,0	— 1,8	» »
62	8. VII.	» »	— 6,1	—1,4	4,7	— 5,3	» »
63	8. VII.	» »	— 6,7	—1,2	5,5	—	—
64	9. VII.	» » ♂	— 6,3	—1,2	5,1	— 2,1	lebte auf.
65	9. VII.	» » ♀	— 5,9	—1,5	4,4	— 1,6	» »
66	9. VII.	» » ♂	— 5,2	—1,3	3,9	— 1,3	» »
67	9. VII.	» » ♂	— 7,0	—1,3	5,7	— 1,3	» »
68	9. VII.	» »	— 6,3	—1,6	4,7	— 2,9	» »
69	8. VII.	Clytus 6-punctatus	— 7,2	—3,4	3,8	— 5,1	» »
70	7. VII.	Carabus cancellatus	— 2,8	—1,4	1,4	— 2,8	» »
71	7. VII.	Geotropus vernalis	— 6,5	—1,4	5,1	— 1,8	» »
72	7. VII.	» »	— 6,6	—1,5	5,1	—	—
		Puppen					
73	15. VII.	Saturnia spini	— 9,3	—1,3	8,0	— 1,3	lebte auf.
		Raupen.					
74	4. VI.	Saturnia spini	— 7,3	—0,9	6,4	— 1,0	» »

Das in dieser Tabelle angeführte Material erlaubt uns schon jetzt, einige Schlussfolgerungen zu ziehen.

Aus meinem Beobachtungstagebuche ist ersichtlich, dass die Nrn. 10, 11, 12 des Schmetterlings Aporia crataegi sofort nach ihrem Einfangen im Garten der Hochschule der Untersuchung unterworfen wurden, während die Nrn. 5, 6, 7 und 8 dieses Schmetterlings nach dem Einfangen vier Tage ohne Nahrung in einer Netzkiste verweilten, bevor die Untersuchung begann. Die weiter unten angeführte Tabelle enthält die Daten für Aporia crataegi der ersten und zweiten Kategorie, dabei bedeutet *T* den kritischen Punkt und *E* die Temperatur, bis zu welcher der Körper des Schmetterlings nach dem Sprunge stieg, d. h. mit anderen Worten, dass *E* den normalen Erstarrungspunkt der Säfte bedeutet:

Aporia crataegi.

I. Kategorie			II. Kategorie		
Nr.	*T*	*E*	Nr.	*T*	*E*
10	—8,7°	—0,9°	5	— 7,2°	—1,2°
11	—6,9	—0,8	6	— 9,9	—1,2
12	—7,9	—0,9	7	—11,0	—1,7
Mittel	—7,8°	—0,9°	8	—10,9	—1,1
			Mittel	— 9,8°	—1,3°

Hier fällt uns sofort die Differenz der Zahlen der I. und II. Kategorie auf, wie für *T* so auch für *E*.

T bei der ersten Kategorie liegt im Durchschnitt um 2° höher als bei der zweiten; ebenfalls erstarren die Säfte bei der ersten Kategorie Schmetterlinge im Durchschnitt bei —0,9° und bei der zweiten bei —1,3°.

Die Erklärung dieser Erscheinung ist selbstverständlich in dem Umstande zu suchen, dass der Schmetterling, welcher in unserem Falle vier Tage ohne Nahrung bleibt, einen Theil des Wassers seiner Säfte verliert, wobei der Saft sich verdichtet, und folglich auch bei einer niedrigeren Temperatur erstarren wird (d. h. anstatt bei —0,9° im Durchschnitt bei —1,3°).

Warum die Überkühlung eines solchen verdichteten Saftes eine niedrigere Temperatur (*T*) als bei den Schmetterlingen der I. Kategorie erreicht, ist vorläufig noch unerklärlich; die Thatsache ist aber unzweifelhaft.

Der Einfluss des Hungers auf die Größen *T* und *E* bei den Insekten ist noch sichtbarer bei dem Käfer Cetonia aurata.

Diese Käfer wurden im Germankloster (15 Kilometer von Sophia) am 22. Juni / 4. Juli eingefangen; in Sophia angelangt, wurden sie in einer Netzkiste ohne Nahrung gelassen. Die Versuche mit denselben begannen am 7. Juli (n. St.) und dauerten bis 15. Juli. Somit erhalten wir fünf folgende Kategorien immer mehr ausgehungerter Exemplare:

Cetonia aurata.

Kategorie	Laufende Nummer	Datum	*T*	*E*	Mittel für	
					T	*E*
I.	59	7. VII.	– 3,3	—1,2	—3,5	—1,1
	60	7. VII.	—3,8	—1,1		
II.	61	8. VII.	—5,3	—1,3	—6,0	—1,3
	62	8. VII.	—6,1	—1,4		
	63	8. VII.	—6,7	—1,2		
III.	64	9. VII.	—6,3	—1,2	—6,1	—1,4
	65	9. VII.	—5,9	—1,5		
	66	9. VII.	—5,2	—1,3		
	67	9. VII.	—7,0	—1,3		
	68	9. VII.	—6,3	—1,6		
IV.	53	13. VII.	—4,5	—1,7	—5,0	—1,8
	54	13. VII.	—5,5	—1,9		
V.	55	15. VII.	—6,0	—1,8	—6,9	—2,3
	56	15. VII.	—7,1	—2,5		
	57	15. VII.	—7,4	—2,8		
	58	15. VII.	—7,0	—1,9		

Hieraus ist deutlich zu ersehen, dass je länger der betreffende Käfer ohne Nahrung bleibt, desto niedriger die Erstarrungstemperatur (*E*) seiner Säfte ist; parallel sinkt auch der kritische Punkt (*T*). Eine Ausnahme für *T* zeigt scheinbar die Gruppe IV, da aber in derselben nur zwei Käfer enthalten sind, könnten dieselben zufälliger Weise besondere Veränderungen in ihren Organismen gehabt haben.

Somit erscheint als einer der Hauptfaktoren in der Veränderung des kritischen Punktes und des normalen Erstarrungspunktes der Säfte bei den Insekten der Nahrungsmangel.

Es ist von Interesse hier zu bemerken, dass Newport (44) die Körpertemperatur der Insekten mit ungenügender Nahrung niedriger fand als bei Insekten mit normaler Ernährung.

Dieselbe Thatsache wurde auch von Girard (20) konstatirt, indem er sagt, dass bei den Erdbienen mit dem Mangel an Honig die eigene Körpertemperatur sinkt. Außerdem bemerkte er, dass Bombus terrestris im Frühling fast zweimal so warm ist als im Herbst (obgleich diese letzte Thatsache dadurch erklärt werden kann, dass das

Insekt im Frühling sich mehr bewegt als im Herbst, und nicht durch Mangel an Nahrung im Herbst).

Es wird hier gerade am Platze sein, die Größen für T und E bei einer und derselben Insektenart, aber verschiedenen Geschlechts zu vergleichen.

Girard (20) fand bereits, dass im Allgemeinen männliche Exemplare eine höhere Temperatur als die weiblichen einer und derselben Species bei gleichen allen anderen Umständen aufweisen, besonders Schmetterlinge aus der Familie Bombyces, Aglia tau etc. (Bei der Erdbiene, ebenfalls bei verschiedenen Arten Phalaenides, Noctuidae und Libellulidae wird dies nicht beobachtet.)

Diesen Umstand erklärt er dadurch, dass die Muskeln der männlichen Exemplare kräftiger sind, als diejenigen der weiblichen, und dass im Allgemeinen die männlichen Exemplare kleiner sind als die weiblichen[1] und demnach mehr Wärme entwickeln können.

Ich bringe hier meine Beobachtungen der Größen T und E bei Lycaena corydon und Cetonia aurata, welche aus der Tabelle im Anfang dieses Kapitels entnommen sind:

Nr.	Datum		T	E	Bemerkungen
41	28. VII.	Lycaena corydon ♂	—7,2	—1,2	3 Tage ohne Futter.
42	28. VII.	» » ♂	—7,0	—1,2	
43	28. VII.	» » ♀	—9,0	—1,4	
53	13. VII.	Cetonia aurata ♂	—4,5	—1,7	9 Tage ohne Futter.
54	13. VII.	» » ♀	—5,5	—1,9	
64	9. VII.	Cetonia aurata ♂	—6,3	—1,2	5 Tage ohne Futter.
66	9. VII.	» » ♂	—5,2	—1,3	
67	9. VII.	» » ♂	—7,0	—1,3	
65	9. VII.	» » ♀	—5,9	—1,5	

---

[1] Meine Messungen der Spannweite (d) der bulgarischen Schmetterlinge aus der Familie Satyridae zeigten, dass diese Größe bei ♀ Exemplaren bedeutender ist als bei den ♂ und zwar (Durchschnitt von 10 Exemplaren) bei:

Melanargia galathea	um 9,4%
Satyrus hermione	» 3,1
» briseis	» 12,9
» semele	» 7,4
» statilinus	» 7,8
Pararge maera	» 1,9
» megera	» 9,9
Epinephele janira	» 8,8
» tithonus	» 14,8
Coenonympha pamphilus	» 3,9

(»Über die Größe der bulgarischen Schmetterlinge im Vergleiche mit denjenigen von West-Europa.« Periodische Zeitschr. LVII. 1898. [Bulgarisch.]).

Hieraus ist ersichtlich, dass bei den angeführten Insekten der Vergleich nur für eine und dieselbe Species und bei gleichen Umständen gemacht werden kann; daraus geht hervor, dass die Größe T bei den männlichen und weiblichen Exemplaren scheinbar sich keiner Regel unterwirft[1]; für E jedoch giebt es folgende Regel: bei männlichen Exemplaren einer und derselben Species und bei sonst gleichen Umständen ist der normale Erstarrungspunkt ihrer Säfte höher, als bei den weiblichen Exemplaren.

Wir wollen nun sehen, in welchem Verhältnis die Größen T und E zu dem Gesammtgewichte des Insektes (P) und zu dem Gewichte der Säfte desselben (M) stehen.

Für die Bestimmung des Gewichts der Säfte (M), welche in einem Insekt enthalten sind, wurde das betreffende Insekt, nachdem es aus dem Eisbade, wo die Größen T und E ermittelt wurden, genommen, mittels einer empfindlichen Waage mit einer Genauigkeit bis zu 0,001 Gramm abgewogen und nachher am selben Tage in ein Luftbad bei 120° auf ein bis drei Stunden, je nach der Größe des Insektes, gelegt. Die Differenz im Gewicht vor und nach dem Austrocknen ergab die Größe M.

In den angeführten Tabellen sind die Exemplare in absteigenden Stufen in Bezug auf die Größe E angeführt; dabei bedeuten die Nr. die Insekten aus den vorherigen Tabellen.

Aporia crataegi.

Nr.	T	E	M	P	$q = \frac{M}{P}$
7	—11,0	—1,7	0,065	0,120	0,54
4	— 9,2	—1,4	0,098	0,175	0,56
2	—10,0	—1,2	—	—	—
5	— 7,2	—1,2	0,090	0,145	0,62 ?
6	— 9,9	—1,2	0,155	0,260	0,60 ?
3	— 6,8	—1,1	—	—	—
8	—10,9	—1,1	0,135	0,215	0,63 ?
12	— 7,9	—0,9	0,155	0,270	0,58
10	— 8,7	—0,9	—	0,245	—
1	— 8,0	—0,8	—	—	—
11	— 6,9	—0,8	0,140	0,230	0,61
9	— 6,2	—0,7	0,113	0,183	0,618

Wenn wir die Größen E mit q vergleichen, finden wir, dass die Spalte unter q in steigender Reihe begriffen ist. Eine Ausnahme weisen scheinbar die Nrn. 5, 6 und 8 auf. Aus der vorhergehenden Tabelle ist jedoch ersichtlich, dass diese Exemplare eben diejenigen waren, welche den Versuchen erst dann unterworfen waren, nachdem sie in der Netzkiste 4 Tage ohne Nahrung verblieben. Somit müssen wir diese Nummern als zu einer andern Kategorie gehörig weglassen.

---

[1] Obwohl bei Lycaena corydon und Cetonia aurata der ersten Gruppe T mit dem Sinken von E ebenfalls sinkt.

Auf diese Weise erhalten wir eine bemerkenswerthe Abhängigkeit, und zwar nimmt mit der Abnahme der Größe E die Größe q zu, wenn die Versuche unter sonst gleichen Umständen stattfinden.

Nehmen wir nun Exemplare des Käfers Cetonia aurata.

Cetonia aurata.

Nr.	T	E	M	P	$q = \frac{M}{P}$
57	—7,4	—2,8	0,123	0,360	0,34
56	—7,1	—2,5	0,130	0,318	0,41
54	—5,5	—1,9	0,162	0,277	0,59
58	—7,0	—1,9	0,183	0,315	0,58
55	—6,0	—1,8	0,243	0,398	0,61
53	—4,5	—1,7	—	0,325	—
68	—6,3	—1,6	—	0,380	—
65	—5,9	—1,5	0,283	0,460	0,62
62	—6,1	—1,4	0,297	0,452	0,65
61	—5,3	—1,3	—	—	—
66	—5,2	—1,3	0,297	0,460	0,65
67	—7,0	—1,3	—	—	—
64	—6,3	—1,2	—	0,372	—
63	—6,7	—1,2	0,282	0,435	0,65
59	—3,3	—1,2	—	0,475	—
60	—3,8	—1,1	0,340	0,505	0,67

Auch hier steigt die Größe q bei Verminderung der Größe E.

Somit kommen wir zu dem folgenden Schlusse:

Je größer das Verhältnis q des Säftegewichts des Insektes zum Gesammtgewichte seines Körpers (für verschiedene Exemplare einer und derselben Art) ist, desto höher ist der normale Erstarrungspunkt der Säfte des Insektes.

Die mathematische Untersuchung dieser Abhängigkeit konnte jedoch zu keiner einfachen Formel führen, da q weder lineäre noch Quadratfunktion von E ist.

Fig. 5 (p. 598) zeigt die Abhängigkeit des E von q für Cetonia aurata. Aus derselben ist ersichtlich, dass Nr. 53, 68 und 64, für welche das Gewicht P bekannt ist, und zwar: 0,325, 0,380 und 0,372, successiv q gleich 0,61, 0,625 und 0,66 haben müssen, oder mit anderen Worten auf Grund der Formel:

$$q = \frac{M}{P}; \; M = P \cdot q$$

müssen ihre Säfte wiegen:

$$M = 0{,}325 \cdot 0{,}61 = 0{,}198 \text{ g}$$
$$M_1 = 0{,}380 \cdot 0{,}625 = 2{,}237 \text{ g}$$
$$M_2 = 0{,}372 \cdot 0{,}66 = 0{,}245 \text{ g}.$$

Künftige Versuche sollen die Richtigkeit dieser Abhängigkeit bestätigen.

Wenden wir uns nun zur Größe T, indem wir uns auf die letzten zwei Tabellen beziehen.

Eine genaue Abhängigkeit der Größe T von E oder q ist nicht zu bemerken, eine Tendenz besteht jedoch, dass T mit E parallel gehen; so z. B. in der Tabelle für Cetonia aurata geht E abwärts; eben so gehen die Größen für T bei wenigen Ausnahmen ebenfalls abwärts. Dasselbe bezieht sich auch auf die Tabelle für Aporia crataegi.

Die folgende Tabelle enthält eine Aufstellung derselben Größen für verschiedene Arten, wobei die Größe E in herabsteigender Stufe folgt:

Name	Nr.	T	E	M	P	$q = \frac{M}{P}$
Pieris rapae	21	— 8,6	—8,2	0,045	0,070	0,64
Clytus 6-punctatus	69	— 7,2	—3,4	0,038	0,075	0,51
Plusia gamma	28	—10,3	—2,0	0,062	0,087	0,71
Cerambyx scopoli	50	— 8,6	—1,9	0,006	0,400	0,015
Geotrupes vernalis	72	— 6,6	—1,5	0,298	0,485	0,62
» » ♂	—	—13,3	—1,5	0,032	0,062	0,51
» »	71	— 6,5	—1,4	0,260	0,445	0,58
Carabus cancellatus	70	— 2,8	—1,4	0,182	0,235	0,77
Saturnia pyri ♂	15	— 9,3	—1,4	0,820	1,450	0,57
Phalera bucephala	26	—11,0	—1,4	0,205	0,275	0,71
Aporia crataegi	4	— 9,2	—1,4	0,098	0,175	0,56
Ocneria dispar ♀	—	— 9,1	—1,3	0,304	0,428	0,71
Pieris rapae ♀	—	— 6,7	—1,3	0,046	0,068	0,68
Cossus cossus	30	— 8,3	—1,2	0,578	0,333	0,43
Calosoma sycophanta	52	— 6,1	—1,1	0,420	0,890	0,47
Vanessa cardui	31	— 7,0	—1,0	0,040	0,105	0,38
Saturnia spini (Raupe)	73	— 7,3	—0,9	2,275	2,565	0,88
Vanessa atalanta	36	— 8,1	—0,8	0,133	0,200	0,66
Vanessa cardui	32	— 4,7	—0,1	0,070	0,105	0,66
Lycaena icarus ♂	—	— 1,6	—1,0	0,018	0,030	0,60
Deilephila euphorbiae ♂	—	— 8,6	—1,2	0,272	0,595	0,55

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, dass T in keinem Abhängigkeitsverhältnis zu q steht. Da jedoch die vorhergehenden Tabellen für Cetonia aurata und nachher für Aporia crataegi zeigen, dass zwischen q und E eine nahe Abhängigkeit besteht, so folgt hieraus, dass diese Abhängigkeit nur bei einer und derselben Art (wenn auch verschiedenen Exemplaren) besteht und auf alle Arten Insekten im Allgemeinen nicht ausgedehnt werden kann. Ich möchte sagen, dass jede Art Insekten eine eigene besondere Abhängigkeit zwischen q und E hat. Künftige Forschungen werden diese Frage zu lösen haben.

Hier ist es von Interesse, die Versuche Girard's (20) über die Temperatur der Insekten einer und derselben Species in Abhängigkeit von ihrem Körpergewicht anzuführen.

Ich gebe hier im Auszug seine Beobachtungen (mit Hilfe eines Differentialthermometers) über Bombus terrestris.

	t der Luft:	Temperaturüberschuss:	Gewicht:
21. April 1863	16,6°	3,85	0,729 g
22. » »	16,4	3,05	0,723 g
24. » »	16,4	4,35	0,700 g
27. » »	15,3	3,20	0,750 g
28. » »	15,6	2,65	0,690 g
29. » »	13,7	4,55	0,686 g
30. » »	12,4	1,20	0,643 g

Nachher starb das Insekt.

Hieraus ist ersichtlich, dass bei diesem Insekt in dem Maße, als sein Körper leichter wurde, im Allgemeinen auch seine Körpertemperatur sank, obwohl in den Beobachtungen einige Unregelmäßigkeiten zu bemerken sind.

Seine Versuche mit Hilfe eines Thermo-Elementes mit Gryllus campestris sind besser ausgefallen und zwar:

	t der Luft:	*t*:		Gewicht:
27. Mai 1863	16,3°	21,0	(Batterie *B*)	1,038 g
2. Juni »	20,0	33,0	(Batterie *A*)	1,020 g
3. » »	22,6	44,0	»	1,033 g
9. » »	16,7	13,0	»	0,939 g

Hieraus ist ersichtlich, dass je kleiner das Gewicht des Insektes ist, desto niedriger seine Temperatur ist. Es ist selbstverständlich, dass man die mit der Batterie *B* gewonnenen Resultate mit denjenigen mit der Batterie *A* nicht vergleichen darf.

Hier müssen wir nunmehr einen Umstand aufklären, welcher die Größen E und T beeinflusst und zwar, wie sich diese Größen verändern, wenn das Erstarrungsverfahren einige Mal wiederholt wird.

Ich bringe hier einige Experimente in dieser Hinsicht.

9./21. Juli. Papilio podalirius.

Der Versuch begann um 10^{h}47′. Um 11^{h}09′ erreichte der Schmetterling die Minimaltemperatur von —9,9°, wonach der plötzliche »Sprung« der Temperatur stattfand, wobei die letztere bis —1,3° stieg. Somit ist in diesem Falle $T = -9{,}9°$ und $E = -1{,}3°$. Der Schmetterling wurde sofort nachher aus dem Eisbade genommen und bei Zimmertemperatur gelassen. Er lebte auf.

Am folgenden Tage um 9^{h}40′ wurde der Schmetterling abermals in das Eisbad gelegt und zeigte nach Verlauf von 2½ Stunden, und zwar um 12^{h}10′, als ich mit dem Versuche schließen wollte, den Temperatursprung bei —15,7°, wobei die Körpertemperatur bis —2,0° stieg. Folglich war hier $T = -15{,}7°$ und $E = -2{,}0°$.

Am selben Tage Nachmittags, als der Schmetterling wieder aufgelebt war, wurde um 2^{h}50′ der dritte Versuch veranstaltet, welcher bis 3^{h}37′ dauerte. Der Schmetterling zeigte jedoch keinen »Sprung« seiner Temperatur, wie aus folgender Tabelle ersichtlich, die ich hier abgekürzt anführe.

10./22. Juli 1898. Papilio podalirius.

Stunde	Stromstärke $= n$	Stunde	Stromstärke $= n$	Stunde	Stromstärke $= n$	Stunde	Stromstärke $= n$
2^{h}52′	163,0	3^{h}00′	183,1	3^{h}08′	217,5	3^{h}20′	254,0
53	180,0	01	184,3	09	225,0	23	261,2
54	179,4	02	186,1	10	231,2	27	264,8
55	179,6	03	188,4	11	236,2	32	263,5
56	180,4	04	192,0	12	239,6	34	265,9
57	181,1	05	196,4	13	242,3	36	268,0
58	181,8	06	201,6	14	243,8	37	268,3
59	182,6	07	209,5	15	246,2	—	—

In dieser Tabelle ist nicht die Temperatur des Schmetterlings angegeben, sondern die ihr entsprechende Stärke des thermo-elektrischen Stromes ($k = 7{,}5$; $t_0 = 22{,}4°$). Hieraus ist zu ersehen, dass die Stromstärke (n) Anfangs plötzlich von 163,0 auf 180,0 stieg, nachher verlangsamte sich das Steigen, von 3 Uhr aber ab wuchs der Strom immer rascher und rascher, zeigte jedoch keinen »Sprung«. Die Thatsache, dass der Strom um 2^{h}54′ schwächer als um $2^h53'$ war, zeigt, dass hier eine Entwicklung latenter Wärme stattfand, d. h. das Erfrieren der Säfte des Insektes, wobei nach der Berechnung $n = 180{,}0$ —1,6° entspricht und $n = 179{,}4$ gleich —1,5° ist. Die Stromstärke stieg nachher fast nicht, weil die Temperatur ständig bei —1,6° verblieb. Als jedoch der ganze Saft endlich erstarrte, begann die Temperatur (d. h. die Stromstärke n) rasch zu steigen und zwar in Folge der Abkühlung des erstarrten Saftes, welcher keine latente Wärme mehr abgab. Somit ist hier $T = -1{,}6°$ und $E = -1{,}5°$.

Wir haben folglich:

Versuch	T	E
I.	— 9,9°	—1,3°
II.	—15,7	—2,0
III.	— 1,6	—1,5

Das heißt, nach dem zweiten Erstarren des Schmetterlings sanken sein E sowie sein T. Bei dem dritten Versuche fand die Säfteerstarrung fast ohne Überkühlung statt, d. h. normal.

13./25. August 1898. Pieris rapae ♀.

Das Exemplar wurde am selben Tage eingefangen und zeigte: $T = -6{,}7°$ und $E = -1{,}3°$. Aus dem Eisbade genommen und bei Zimmertemperatur gelassen, lebte es auf nach Verlauf von 3 Minuten (da es nach stattgehabter Temperaturerhöhung nach dem Sprunge nur bis —2,1° abgekühlt wurde) und begann zu fliegen.

Am Nachmittage, $3^1/_4$ Stunde nach dem ersten Versuche, wurde der Schmetterling wieder ins Eisbad gelegt und hatte folgenden Temperaturgang seines Körpers (hier wird anstatt der Temperatur die Stärke des thermo-elektrischen Stromes = n angegeben, wobei $t_0 = 21{,}5°$ und $k = 7{,}5°$ ist):

Stunde	n	Stunde	n	Stunde	n	Stunde	n
$2^h45'$	153,0	$2^h47^1/_2'$	179,0	$2^h50'$	171,2	$2^h53'$	173,8
$45^1/_2$	161,5	$47^3/_4$	171,0	$50^1/_2$	171,8	54	176,2
46	170,0	48	170,0	51	172,0	55	180,0
$46^1/_2$	176,5	49	170,5	$51^1/_2$	172,4	56	186,0
47	178,0	$49^1/_2$	171,0	52	173,0	57	194,0

Als n 201 erreichte, wurde der Schmetterling aus dem Bade genommen ($n = 201$ entspricht —5,3°). Um $2^h47^1/_2'$ fand der Temperatursprung statt, da n von 179,0 bis 171,0 gesunken ist. Die erste Zahl entspricht $T = -2{,}4°$, die zweite $E = -1{,}2°$.

Also haben wir:

Versuch	T	E
I.	—6,7°	—1,3°
II.	—2,4	—1,2

d. h. dass beim zweiten Versuche der Schmetterling keine so große Überkühlung seiner Säfte zeigte wie beim ersten.

27. April 1898. Sphinx ligustri

wurde um 4 Uhr ins Eisbad gelegt und um 7 Uhr Abends, nachdem er —6,7° erreicht hatte, in ein Bad bei 0° übertragen, in welchem er die ganze Nacht verblieb. Morgens um 8 Uhr lebte er auf und wurde abermals in ein kaltes Bad gelegt. Um ca. $9^{1}/_{2}$ Uhr zeigte er $T = -9{,}3°$ und $E = -1{,}7°$. Nachdem die Temperatur des Schmetterlings —2,8° erreicht hatte, wurde er bei Zimmertemperatur gelassen und lebte um 11 Uhr auf. Abermals ins Eisbad gelegt, zeigte er nach 40 Minuten $T = -13{,}1°$ und $E = -8{,}8°$, und da er nachher bis —15,2° abgekühlt wurde, konnte er nicht mehr zum Leben gebracht werden.

Somit haben wir:

Versuch	T	E
I.	— 9,3°	—1,7°
II.	—13,1	—8,8

28. Juli/9. August 1898. Deilephila euphorbiae

wurde um 11 Uhr ins Eisbad gelegt und zeigte um $12^{1}/_{4}$ Uhr $T = -8{,}6°$ und $E = -1{,}2°$. Nachher, als die Temperatur des Schmetterlings = —9,2° war, wurde er aus dem Bade genommen, konnte aber nicht wieder aufleben. Um $2^{1}/_{2}$ Uhr wurde er abermals ins Eisbad gelegt und zeigte um 3 Uhr $T = -8{,}8°$ und $E = -1{,}1°$.

Wir haben folglich:

Versuch	T	E
I.	—8,6°	—1,2°
II.	—8,8	—1,1

Wenn wir nun diese kleinen Tabellen neben einander stellen, erhalten wir:

Name		I. Einfrieren	II. Einfrieren	III. Einfrieren
Papilio podalirius	*T* *E*	—9,9° —1,3	—15,7° — 2,0	—1,6° —1,5
Pieris rapae	*T* *E*	—6,7 —1,3	— 2,4 — 1,2	—
Sphinx ligustri	*T* *E*	—9,3 —1,7	—13,1 — 8,8	—
Deilephila euphorbiae	*T* *E*	—8,6 —1,2	— 8,8 — 1,1	—

Hieraus ist ersichtlich, dass beim zweiten Einfrieren der »Sprung« der Temperatur des Schmetterlingskörpers gewöhnlich bei einer niedrigeren Temperatur stattfindet als beim ersten Male; nachher aber, bei weiteren Wiederholungen des Einfrierens, äußert sich die Erscheinung der Überkühlung nicht mehr so scharf. Bei schwächeren Schmetterlingen (wie z. B. Pieris rapae) ist die Überkühlung schon beim zweiten Einfrieren nicht mehr so stark. Was die Normaltemperatur der Säfteerstarrung (*E*) anbelangt, so bleibt dieselbe fast konstant auch beim II. Einfrieren oder sinkt.

III. Analogie der Erscheinungen, welche man bei der Abkühlung der Insekten beobachtet, mit denselben Erscheinungen bei den Pflanzen.

Bei diesen Versuchen blieb die Anordnung der Apparate dieselbe wie früher, nur wurde anstatt des Insektes ein Stückchen vom Stengel einer beliebigen Pflanze genommen, in welches das elektrische Thermometer hineingesteckt wurde.

Zuerst wurde der Versuch mit einem frischen Stückchen Stengel von Malva sylvestris vorgenommen. Seine Länge war ca. 20 mm und seine Haut (Epidermis) wurde nicht abgezogen. Die folgende Tabelle enthält die Ergebnisse der Beobachtungen; hier ist anstatt der Temperaturgrade die Stärke des thermo-elektrischen Stromes angeführt ($k = 7{,}5$; $t_0 = 19{,}5°$. Für die Luft im Inneren des Bades ist $k' = 2{,}5$; $t'_0 = 20{,}0°$):

19./31. Mai 1898. Malva sylvestris.

Stunde	*n* für die Pflanze	*n* für die Luft im Bade	Bemerkung	Stunde	*n* für die Pflanze	*n* für die Luft im Bade	Bemerkung
4h05′	21,0	61,0		4h27′	166,0	80,5	Der »Temperaturensprung«.
6	44,0	61,5		28	163,5	83,0	
7	64,0	62,1		29	163,4	—	
8	81,0	62,8		30	163,3	84,0	
9	95,0	—		31	162,5	85,0	
10	107,3	63,0		32	163,0	85,0	
12	126,3	—		33	163,0	—	
13	133,5	63,0		34	163,0	86,0	
14	140,3	—		35	163,0	—	
15	147,2	66,2		36	163,0	—	
16	153,1	67,2		37	163,0	86,1	
17	159,0	—		38	163,1	—	
18	163,5	68,0		39	163,2	—	
19	168,0	—		40	163,6	86,3	
20	172,0	70,8		41	164,0	—	
21	175,4	—		42	164,3	86,5	
22	178,8	72,0		43	164,6	—	
23	182,0	71,8		44	164,9	86,3	
24	185,0	—		45	165,3	—	
25	187,8	73,0		46	165,5	86,2	
26	191,3	78,5	Die niedrigste Überkühlungstemperatur.	5h38	226,3	80,0	

Hieraus ist zu ersehen, dass die Pflanze, sich allmählich abkühlend, um 4h26′ die Minimaltemperatur von —6,1° erreichte (der Strom *n* = 191,3 entspricht —6,1°), wonach um 4h27′ die Temperatur der Pflanze plötzlich bis —2,6° stieg (*n* = 166 entspricht —2,6°) und fast unveränderlich während einer ½ Stunde blieb. Um 5h38′ war die Temperatur der Pflanze —10,8° (d. h. *n* = 226,3). Die Lufttemperatur im Bade von 4h27′ bis 5h38′ schwankte zwischen —12° und —14°.

Somit wird bei dieser Pflanze dieselbe Überkühlung beobachtet, welche wir bei den Insekten hatten, eben so auch der rapide Temperatur-»Sprung«.

Die Pflanze wog vor dem Versuche 1,575 g, nachdem sie aber in einem Luftbade bei 120° ausgetrocknet wurde, war ihr Gewicht 0,160 g, d. h. ihr Saft wog 1,415 g. Hieraus 1,415 : 1,575 = 0,90 = *q*.

Nachher wurden diese Versuche mit dem Stengel einer anderen Pflanze gemacht, und zwar:

17./29. Juli. Euphorbia spec.

Das Gewicht des Stengels vor dem Versuche war 0,325 g. Die Pflanze wurde sehr langsam abgekühlt und erwärmte sich, nachdem sie die Temperatur von —5,0° erreicht hatte, plötzlich bis —2,0°. Zwei Minuten nach diesem »Sprunge« wurde sie herausgenommen und auf $1\frac{1}{2}$ Stunden bei Lufttemperatur gelassen.

Darauf wurde dasselbe Stückchen Stengel noch einmal dem Erfrieren unterworfen und zeigte $T = -6{,}5°$ und $E = -2{,}0°$.

Nach Verlauf einer halben Stunde wurde dieselbe Pflanze dem Erfrieren zum dritten Male unterworfen und zeigte $T = -7{,}6°$ und $E = -1{,}9°$.

Wir haben folglich:

Versuch	*T*	*E*
I.	—5,0	—2,0
II.	—6,5	—2,0
III.	—7,6	—1,9

d. h.: je öfter eine und dieselbe Pflanze dem Erfrieren unterworfen wird, bei desto niedrigerer Temperatur erstarren ihre Säfte. Der normale Erstarrungspunkt bleibt dabei ständig.

Somit sind auch hier, wie bei den Insekten, der normale Erstarrungspunkt der Säfte eben so wie die minimale Temperatur, bis zu welcher die Überkühlung stattfindet, bei verschiedenen Arten nicht gleich, und zwar:

Bei Euphorbia $E = -2{,}0°$ und bei Malva sylvestris $E = -2{,}6°$. Bei der ersten Pflanze ist $T = -5{,}0°$, bei der zweiten $T = -6{,}1°$.

IV. Physikalische Versuche, das künstliche Hervorrufen der Erscheinungen betreffend, welche man beim Abkühlen der Insekten und Pflanzen beobachtet.

Zuerst wurden Versuche mit dem Erstarren des zellenlosen Protoplasmas gemacht. Dazu wurde der aus der Pflanze ausgepresste Saft durch gewöhnliche Leinwand filtrirt und in ein kleines Probirgläschen gegossen und verkorkt mit einem Pfropfen, durch welchen ein Quecksilberthermometer mit $\frac{1}{10}$°-Theilungen gesteckt wurde. Das Probirgläschen wurde in ein Gefäß gestellt, welches gestoßenes Eis, gemischt mit Salz und Spiritus, enthielt. Die Versuche wurden mit dem Protoplasma der Pflanze und dem Safte einer Birne gemacht.

13./25. Juli. Protoplasma einer Cactus-Pflanze.

Stunde	t°	Bemerkungen	Stunde	t°	Bemerkungen
$9^h38'$	9,1°	Reines Eis.	$10^h00'$	— 5,9°	
39	8,4		01	— 6,9	
40	7,8		02	— 8,0	
41	7,4		03	— 9,2	
42	7,0		04	—10,1	
52½	—0,8	Eis + Spiritus.	05	—10,6	
53	—1,1		06	—11,0	
53½	—1,4		07	—11,3	
54	—1,7		08	—11,4	
55	—2,2		09	—11,7	
55½	—2,4		10	—11,8	
56	—2,7		11	—11,9	
56½	—3,0		12	—11,9	Eis + Spiritus + Kochsalz.
57	—3,4		16	—12,5	
58	—4,2		18	—12,8	
59	—5,0		19	—13,0	

24. Juli / 5. August. Saft einer Birne.

Stunde	t°	Stunde	t°
$11^h58'$	+2,4	$12^h06'$	—3,8
59	0,0	7	—4,0
12^h00	—1,5	8	—4,2
01	—2,5	9	—4,5
02	—3,2	10	—4,7
03	—3,5	11	—5,0
04	—3,4	12	—5,3
05	—3,55		

Die erste dieser Tabellen zeigt keine Unregelmäßigkeiten im Gange der Temperatur, d. h. die Safterstarrung ging hierbei regelmäßig vor sich ohne jedwede Überkühlung in der Pflanzen- oder Thierzelle.

Die zweite Tabelle zeigt ebenfalls einen regelmäßigen Gang, nur ist um $12^h04'$ die Temperatur anstatt zu fallen, um 0,1° gestiegen. Dieser Umstand aber konnte auch von den im Safte befindlichen, noch nicht zerstörten Zellen herrühren. Jedenfalls werden hier im Gange der Temperatur keine heftigen Sprünge beobachtet, und folglich kann die Ursache der bei den Insekten beobachteten Überkühlung nicht mit den alleinigen Eigenschaften der Säfte erklärt werden.

Um den Umständen, unter welchen die Erstarrung der Insekten- (oder Pflanzen-)Säfte stattfindet, näher zu kommen, goss ich den Saft einer Birne in ein kleines poröses Thongefäß und verkorkte es mit einem Kautschukstöpsel, durch welchen ein Quecksilberthermometer gezogen war. Das Gefäß war ganz voll mit Saft und seinerseits in ein mit einem Stöpsel zugedecktes Glas gestellt, welches dann in gestoßenes, mit Salz gemischtes Eis gestellt wurde.

Die folgende Tabelle zeigt die erhaltenen Resultate.

24. Juli / 5. August. Der Saft einer Birne in einem verkorkten Thoncylinder.

Stunde	$t°$	Stunde	$t°$	Stunde	$t°$
$11^h19'$	+3,9°	$11^h29'$	−3,0°	$11^h42'$	−2,75°
20	2,8	30	−3,0	43	−2,78
21	1,8	31	−2,9	44	−2,8
22	0,9	32	−2,85	46	−2,8
23	0,0	33	−2,8	48	−2,9
24	−0,7	35	−2,7	49	−3,0
25	−1,4	36	−2,7	50	−3,0
26	−2,0	37	−2,7	51	−3,1
27	−2,5	38	−2,7	52	−3,1
28	−2,8	40	−2,7	53	−3,1

Hieraus ist ersichtlich, dass der Saft sich Anfangs regelmäßig abkühlte, um $11^h31'$ aber anstatt der Abkühlung eine allmähliche Erwärmung zeigte. Hier hat folglich eine schwache Überkühlung stattgefunden und zwar bis −3,0°, während der Normalpunkt der Erstarrung des Birnensaftes bei −2,7° liegt, wie die Zahlen von $11^h35'$ bis $11^h40'$ zeigen. Es ist zu bemerken, dass das umgebende Eis eine ständige Temperatur von −18° beibehielt.

Ein ähnlicher Versuch wurde mit dem Safte einer Citrone gemacht. Diesmal wurde der Saft in einen birnenförmigen Pasteurfilter (aus Thon) gegossen, in welchem sich das Thermometer befand; außerdem ging durch den Stöpsel ein mit Glashahn versehenes Glasröhrchen, welches mit einer Vorlage verbunden war; die letztere war mit demselben Saft gefüllt. Das ganze System wurde ins Eis gestellt, wobei der Pasteurfilter sich noch in einem Glase befand, um die unmittelbare Berührung zwischen ihm und dem Eise zu verhindern. Als der Saft im Pasteurfilter, sich allmählich abkühlend, seinen Umfang verminderte, floss aus dem Glaskolben in den Filter neuer Saft zu, so dass derselbe immer voll blieb. Als die Temperatur des Saftes 0° erreichte, wurde der Hahn zugedreht. Die Temperatur des Eises schwankte zwischen −15° und −20°.

Die hier angeführte Tabelle giebt die Angaben im Auszuge; die Beobachtungen wurden jede Minute gemacht.

27. Juli / 8. August. Citronensaft.

Stunde	t°	Stunde	t°	Stunde	t°	Stunde	t°
$4^h36'$	+3,5°	$4^h58'$	—1,1°	$5^h39'$	—1,0°	$6^h44'$	— 1,7°
38	3,0	5^h00	—1,1	44	—1,1	47	— 1,8
40	2,4	01	—1,1	52	—1,1	49	— 1,9
42	1,8	03	—1,0	6^h06	—1,1	52	— 2,0
48	0,1	04	—1,0	10	—1,2	57	— 2,4
49	—0,1	08	—1,0	22	—1,3	7^h08	— 3,9
52	—0,6	14	—1,0	31	—1,4	14	— 5,5
56	—1,0	21	—1,0	36	—1,5	20	— 7,3
		27	—1,0	42	—1,6	26	— 8,9
						33	—10,5

Der sich gleichmäßig abkühlende Saft zeigte um $5^h03'$ anstatt Abkühlung eine Erwärmung auf 0,1° (d. h. eine Temperatur von —1,0°); um $5^h44'$ begann die Temperatur wieder zu fallen. Somit wird auch hier eine kleine Überkühlung beobachtet, welche 0,1° unter dem normalen Erstarrungspunkte liegt (—1,0°).

Eine genaue Betrachtung des Filters ergab, dass der Kautschukstöpsel auf eine gewisse Höhe herausgeschoben war, welcher Umstand entweder durch Ausdehnung des Saftes bei Abkühlung oder durch Umfangvergrößerung des Saftes beim Übergange desselben in den festen Zustand zu erklären ist.

In Anbetracht des letzten Umstandes habe ich den folgenden Versuch gemacht:

Ich nahm ein dickwandiges gläsernes Kapillarröhrchen mit einer kleinen Kugel am Ende, in welcher sich gewöhnliches, der städtischen Wasserleitung entnommenes Wasser befand; über dem Wasser war Quecksilber, dann Luft. Das Röhrchen war oben zugelöthet.

Dieser Apparat wurde in ein Glas mit Spiritus gestellt und das ganze System in Eis + Salz eingegraben. Die Temperatur des umgebenden Eises ($t°$) wurde mittels eines besonderen Thermometers gemessen, die Höhe der Luftsäule (h) über dem Quecksilber mittels einer Skala mit Millimetertheilungen, wobei in der unten folgenden Tabelle nicht die Größen für h, sondern der ihnen entsprechende Luftdruck in Atmosphären (A) angeführt sind, unter welchem sich die Luft in der Kugel befand.

A	t°	A	t°
0,0	+3,0°	1,9	—4,5°
0,8	—2,3	2,2	—5,0
1,0	—2,8	2,8	—6,0
1,1	—3,0	3,2	—6,5
1,3	—3,5	3,6	—7,0
1,6	—4,0	4,0	—8,0

Bei diesem Versuche wurde bemerkt, dass, als das Wasser in der Kugel bei Abkühlung sich zusammenzuziehen aufhörte und sich auszudehnen begann, d. h. als das Wasser die Temperatur von + 4° erreichte, die Temperatur des umgebenden Spiritus + 3° war. Hieraus folgt, dass bei der Temperatur des umgebenden Spiritus von — 8° das Wasser in der Kugel eine Temperatur von circa — 6,5° hatte und sich zu dieser Zeit unter einem Drucke von 4 Atmosphären befand, wonach die Kugel platzte. Eis hat sich jedoch dabei nicht gebildet, da das überkühlte Wasser im Moment der Explosion der Kugel mit dem Spiritus sich vermengte.

Jedenfalls zeigt dieser Versuch, dass Wasser unter einem Druck sich überkühlen kann, d. h. eine viel niedrigere Temperatur erreichen kann, als dessen normaler Gefrierpunkt (0,0°).

Nachher wurden Versuche mit einer mit Wasser gesättigten Thonkugel (12 mm im Durchmesser) veranstaltet. Die trockene Kugel wog 1,595 g, die mit Wasser gesättigte 1,945 g. Somit war das Wassergewicht = 0,350 g, und 0,350 : 1,945 = 0,18 = *q*.

In eine der Öffnungen, die mittels einer Nadel in der Kugel gemacht waren, wurde das oben beschriebene elektrische Thermometer gesteckt und die Kugel an Stelle des Insektes in den oben beschriebenen Apparat gestellt, wobei die Temperatur des Bades während der ganzen Zeit des Versuches bei — 13° verblieb.

Da dieser Versuch mit denjenigen mit Insekten die größte Ähnlichkeit bietet, so führe ich hier eine Tabelle ohne Abkürzungen an.

31. Juli / 12. August. Mit Wasser imprägnirte Thonkugel.

Stunde	*n*	Stunde	*n*	Stunde	*n*	Stunde	*n*
$3^{h}44'$	82,0	$3^{h}58'$	172,7	$4^{h}15'$	186,6	$4^{h}32'$	181,0
45	105,5	59	172,8	16	189,3	33	176,5
46	124,5	4 00	172,9	17	193,2	34	173,7
47	139,5	01	173,1	18	198,0	35	171,7
48	151,8	02	173,2	19	202,7	36	170,0
49	162,2	03	173,3	20	207,4	37	168,0
50	170,8	04	173,5	21	212,0	38	166,3
51	175,5	05	174,1	22	216,3	39	164,8
$51^{1}/_{4}$	172,0	06	174,6	23	219,8	40	163,3
$51^{1}/_{2}$	171,6	07	175,2	24	222,9	41	161,9
$51^{3}/_{4}$	171,5	08	176,1	25	225,8	42	160,3
52	171,6	09	176,9	26	228,2	43	158,5
53	171,8	10	177,6	27	230,2	44	156,0
54	172,1	11	178,9	28	229,0	45	152,7
55	172,3	12	180,2	29	222,5	46	147,0
56	172,5	13	181,8	30	201,5	47	138,0
57	172,6	14	184,0	31	189,0	48	125,5
						49	113,0

Hieraus ist ersichtlich, dass die sich Anfangs regelmäßg abkühlende Kugel um $3^h51^1/_4{}'$ nicht mehr Abkühlung, sondern Erwärmung zeigte, welche bis $3^h51^3/_4{}'$, d. h. eine halbe Minute andauerte, wonach die Kugel langsam sich abzukühlen begann.

Somit fand hier, wie auch bei den Insekten, ein Temperatur-»Sprung« statt, und zwar von $n = 175,5$ bis $n = 171,5$ da $k = 7,5$ und $t_0 = 22,2°$, so stieg die Temperatur von —1,2° bis —0,7°). Um $4^h28'$ wurde die Thonkugel aus dem Eisbade genommen und bei Zimmertemperatur liegen gelassen.

Zum Zwecke einer mehr anschaulichen Darstellung dient Fig. 4 (p. 596) Kurve *F*, wo die Abscissen die Zeit bedeuten und die Ordinaten die Temperatur der Kugel (d. h. die Stärke des elektrischen Stromes = n).

Aus dieser graphischen Darstellung ist ersichtlich, dass das Wasser, nachdem es sich bis $n = 175,5$ (d. h. bis —1,2°) abkühlte, fast plötzlich bis $n = 171,5$ (d. h. bis —0,7°) sich erwärmte. Dieser Sprung fand in Folge des Erstarrens des überkühlten Wassers statt, welches die latente Erstarrungswärme abgab. Jedoch, wie die Kurve zeigt, fand auch nachher noch ein Gefrieren des Wassers statt, welches aber nicht mehr bis —1,2° überkühlt war. Dieser Gefrierprocess dauerte von $3^h51'$ bis circa $4^h05'$, wonach das entstandene Eis sich weiter abkühlte.

Wie die Kurve *E* der Fig. 4, den Gang der Temperatur veranschaulichend, zeigt, sind die Erscheinungen, welche man beim Abkühlen der Insekten beobachtet, denjenigen ähnlich, welche bei der Abkühlung einer mit Wasser imprägnirten Thonkugel stattfinden: es sind dieselben »Sprünge« und dieselbe Überkühlung, nur in kleinerem Maßstabe als bei den Insekten.

Bei der Wiederholung des Versuches mit einer Ziegelkugel zeigte das in derselben enthaltene Wasser keine Überkühlung mehr und das Gefrieren ging normal vor sich.

Eine ähnliche Erscheinung wurde auch bei den Insekten beobachtet, wie z. B. bei Papilio podalirius.

Ein Versuch mit einem Stückchen mit gewöhnlichem Wasser gesättigten Pasteur-Thonfilters zeigte $T = —7,3°$ und $E = —6,9°$, wobei der Sprung plötzlich stattfand. Ich bringe hier im Auszuge eine Tabelle dieser Beobachtungen:

31. Juli / 12. August. Ein Stück Pasteur-Thonfilter mit gewöhnlichem Wasser imprägnirt.

Stunde	n	Stunde	n	Stunde	n	Stunde	n
$10^{h}33'$	81,0	$10^{h}49'$	182,6	$11^{h}15'$	215,8	$11^{h}21'$	220,0
35	105,0	51	183,2	16	216,0	23	222,8
40	136,0	55	186,8	17	216,3	25	225,2
45	177,5	56	187,0	18	219,5	30	228,3
46	179,6	$11^{h}01$	189,0	19	222,0	35	232,3
47	181,0	05	200,5	$19\frac{1}{2}$	218,8	38	234,3
48	182,1	10	213,2	20	218,8	44	235,5

Aus dieser Tabelle ist außer dem Sprung um $11^{h}15'$ ersichtlich, dass das Erstarren, obgleich allmählich, eigentlich um $10^{h}48'$ begann, als die Temperatur viel schwächer zu fallen anfing, als vordem, welche Erscheinung bis $10^{h}56'$ andauerte, zu welcher Zeit die Temperatur rascher zu fallen begann (s. auch Fig. 4, Kurve *C*). —

Wenden wir uns nun zu einer anderen Art Analogien.

Der Versuch mit dem Stückchen Pasteurfilter zeigt, dass das Wasser an der Oberfläche der Poren gleich am Anfang zu erstarren beginnt und erst nachher die Überkühlung des Wassers, welches sich im Innern der Filtermasse befindet, stattfindet. Diese Überkühlung konnte von dem Umstande herrühren, dass das innere Wasser von durch die Abkühlung an der Oberfläche entstandenem Eis umzogen, sich nun unter einem Drucke befindet (da das Wasser bei Abkühlung von + 4° hinab sich ausdehnt) und folglich sein Gefrierpunkt fallen muss (s. die vorhergehenden Versuche mit der Glaskugel). Diese Überkühlung konnte aber scheinbar auch in Folge des Umstandes stattfinden, dass das Wasser in den Kapillarröhrchen der Filtermasse sich befand; in dieser Weise wenigstens ist die Erscheinung in der oben untersuchten Ziegelkugel zu betrachten, wo ein vorhergegangenes Gefrieren nicht stattfand, sondern die Überkühlung sofort eintrat, obgleich dieselbe auch nicht bedeutend war (bis —1,2°).

In Anbetracht dessen wurde die Veranstaltung von Versuchen mit Abkühlung des Wassers in Kapillarröhrchen nothwendig.

Zuerst wurde ein Versuch mit einem an einem Ende zugelötheten Kapillarröhrchen ($2r = 0{,}30$ mm, $l = 40$ mm) gemacht. Das Röhrchen wurde bis oben mit gewöhnlichem Wasser gefüllt und in dasselbe das elektrische Thermometer gestellt. Das Röhrchen wurde in ein zugedecktes Glas gestellt, welches letztere mit Eis von — 11° umgeben war. Das Wasser überkühlte sich ohne vorangegangenes Gefrieren bis —4,5°, und nachher stieg seine Temperatur plötzlich bis 0,0°, wobei das Wasser erstarrte.

Weitere Versuche mit anderen ähnlichen Röhrchen zeigten, dass, je kleiner der Durchmesser des Röhrchens ist, desto stärker sich scheinbar in ihm die Überkühlung des Wassers äußert, außerdem hing diese Überkühlung wie von der Höhe des Kapillarröhrchens, so auch von der Länge der Wassersäule ab. In Anbetracht dessen, dass die erhaltenen Resultate nicht immer übereinstimmen, was, wie sich herausstellte, von der ungleichen Veränderung des Wasser-Meniscus im Röhrchen, in Folge des Versenkens der Drähtchen für Temperaturmessung, abhing, wurden die weiteren Versuche mit dünnwandigen Röhrchen in Form des Buchstabens U gemacht, wobei das elektrische Thermometer außerhalb des Röhrchens an die Biegungsstelle anstieß.

Da es unmöglich war, ein Röhrchen von durchgehend gleichem Durchmesser zu verfertigen, so stand das Wasser in einem Knie immer etwas höher als im andern. Daher wurde die Höhe der Wassersäule stets in dem Knie gemessen, in welchem sie höher war. Es wurde gewöhnliches Wasser genommen, da destillirtes Wasser nicht einmal bei —15° gefror, während in demselben Röhrchen gewöhnliches Wasser schon bei —8,8° erstarrte. Die Höhe jedes Röhrchenknies war 30 mm. Die Temperatur des Bades schwankte zwischen —13° und —15°.

Ich bringe hier eine ausführliche Tabelle für den Versuch mit einem solchen Röhrchen, wobei die Höhe der Wassersäule 18,0 mm bei $t = +22{,}0^\circ$ war.

11./23. August. Kapillarröhrchen von 0,56 mm innerem Durchmesser.

Stunde	*n*	Stunde	*n*	Stunde	*n*	Stunde	*n*
$10^h15'$	168,5	$10^h25'$	224,0	$10^h35'$	238,2	$10^h45'$	252,0
16	188,0	26	225,3	36	239,8	45	213,0
17	199,5	27	—	37	241,0	45¼	211,9
18	206,7	28	—	38	242,2	45½	215,0
19	211,9	29	229,0	39	243,6	45¾	221,5
20	214,3	30	230,5	40	244,6	46	236,0
21	217,0	31	232,2	41	245,5	46½	244,5
22	219,0	32	232,2	42	246,0	47	249,0
23	221,0	33	233,2	43	248,0	48	254,2
24	222,2	34	235,9	44	249,0	49	257,3

Aus dieser Tabelle, welche in Fig. 4, Kurve *D*, graphisch dargestellt wird, ist ersichtlich, dass der Temperatursprung bei $n = 252$

stattfand, wobei die Temperatur nicht plötzlich, sondern allmählich innerhalb einer $^1/_4$ Minute bis $n = 211{,}9$ stieg. Die erste Zahl (252) entspricht nach Berechnung —11,6° und die zweite (211,9) der Temperatur —6,2°. Da das Wasser, obgleich überkühlt, im Moment des Gefrierens 0,0° zeigt, so müssen wir auch —6,2° gleich 0,0° annehmen, dann wird —11,6° der wirklichen Temperatur —5,4° entsprechen, bis zu welcher sich das Wasser im Kapillarröhrchen auch überkühlte (hier entstanden selbstverständlich diese scheinbaren Temperaturen in Folge schlechter Wärmeleitung des Glasröhrchens und in Folge der starken Kälte der Luft, welche das elektrische Thermometer abkühlte).

Versuche mit anderen Höhen (h) der Wassersäule und demselben Röhrchen führten zu den Resultaten, welche in der folgenden Tabelle enthalten sind, wo t_1 die wirkliche Temperatur bedeutet, bis zu welcher die Überkühlung stattfand und nach welcher das Wasser gefror:

$2r$	h in mm	t_1°
0,56	18,0	—5,4°
0,56	12,6	—5,3
0,56	5,0	—5,5
	Mittel	—5,4°

D. h. die Höhe der Wassersäule im U-förmigen Kapillarröhrchen hat, wie es scheint, keinen Einfluss auf die Überkühlungstemperatur des Wassers.

In einem Kapillarröhrchen, dessen Knielänge 40 mm, Durchmesser 0,36 mm betrug und die Wassersäule $h = 22$ mm, überkühlte sich das Wasser bis $t_1 = —5{,}0°$.

In einem Röhrchen, dessen Durchmesser 0,28 mm und in dem die Länge der Wassersäule 12,2 mm war, überkühlte sich das Wasser bis —5,5°.

Somit haben wir:

$2r$	t_1°	Bemerkungen
0,90	—4,5	gerades Röhrchen.
0,56	—5,4	knieförmig gebogenes Röhrchen.
0,36	—5,0	» » »
0,28	—5,5	» » »

Hieraus ergiebt sich, dass gewöhnliches Wasser in Kapillarröhrchen von verschiedenen Durchmessern sich bis zu einer fast gleichen Temperatur überkühlt (circa —5,1° im Durchschnitt).

Ich betrachte keineswegs diese Schlüsse als endgültige: die hier beschriebenen Versuche zeigen aber eine keinem Zweifel unterliegende Überkühlung des Wassers im Kapillarröhrchen.

Allgemeine Erörterungen.

Mit den gegenwärtigen Forschungen ist erwiesen, dass die Temperatur der Insekten keine beständige Größe darstellt und im Allgemeinen der Temperatur der umgebenden Luft gleich zu werden strebt.

Diese Eigenschaft der Insekten ist selbstverständlich als eine durch Jahrtausende entstandene Fähigkeit im Kampfe ums Dasein zu betrachten. In der That besitzen die Insekten keine solche Mittel, um sich vor Kälte zu schützen, wie die anderen Thiere: die Vögel z. B. ziehen während der kalten Monate in wärmere Länder; die Säugethiere sind zum Schutze vor Kälte und Hitze mit Haaren bedeckt etc. Bei den Insekten hat sich im Wege der natürlichen Zuchtwahl die Fähigkeit entwickelt, ihre Körpertemperatur der umgebenden Mitte gemäß zu ändern und somit ihr Leben vor dem Temperaturwechsel der Luft zu schützen.

Diese Fähigkeit bildete sich nicht nur bei entwickelten Insekten aus, sondern auch bei deren Puppen und Raupen, wie die in dieser Abhandlung angeführten Messungen zeigen. Das ist auch kein Wunder, denn es giebt viele Raupen, welche während des Winters schlafen und mit Anfang des Frühlings wieder aufwachen (z. B. die Raupen der Art Satyrus), und die Mehrzahl der Schmetterlinge überwintern als Puppen. Nur einige von den Schmetterlingen, wie verschiedene Arten aus der Gattung Vanessa, Macroglossa stellatarum u. a., überwintern als entwickelte Schmetterlinge und flattern, wenn es während der Wintermonate irgend einmal warm wird, lustig herum.

Nehmen wir als Beispiel Rhodocera rhamni (Citronenfalter) und sehen wir, wie er mit Hilfe der erwähnten Eigenschaft um sein Dasein zu kämpfen vermag. Seine Mutter legte im Frühling die Eier, aus welchen im Mai kleine Raupen herauskamen, welche sofort die jungen Blätter der Pflanze Rhamnus frangula und cathartica zu fressen begannen. Ende Juni verwandelten sich die Raupen in Puppen, aus welchen im August sich schöne gelbe Schmetterlinge entwickelten. Als es heiß wurde, stieg auch die Körpertemperatur des Schmetterlings; bei eintretender Kälte wurde der Körper des Schmetterlings auch kalt — er fühlte daher keine schädlichen Einflüsse der Veränderung der klimatischen Verhältnisse, da er die

Möglichkeit hatte, sich an dieselben anzupassen. Endlich kam der Herbst mit seinen kalten Nächten und trüben Tagen; es fehlte die warme Sonne, welche ihn erwärmte und ihm die Kraft zum munteren Herumflattern von Blume zu Blume verlieh. Auch die Menge der Nahrung hat sich vermindert: die meisten Blumen sind abgeblüht. Unser Schmetterling verlor in Folge Nahrungmangels an Gewicht, sein Protoplasma verdichtete sich, und zugleich sank der kritische Erstarrungspunkt der überkühlten Säfte des Schmetterlings niedriger, als er im Sommer war. Zuletzt kam der November und December mit ihren Schneestürmen, und der Schmetterling verbarg sich in eine Spalte der Rinde eines Baumes. Die Lufttemperatur ist bedeutend gesunken, der Schmetterling wurde aber beschützt vor der tödtenden Wirkung der Kälte theils durch die Baumrinde und theils durch den Umstand, dass seine Säfte sich abkühlten, bedeutend unter den normalen Gefrierpunkt sich überkühlten und trotzdem nicht gefroren. Der Schmetterling ist längst eingeschlafen, aber nicht gestorben. Eines Tages, im Anfang Januar, wurde die Kälte besonders stark, und die Säfte des Schmetterlings erstarrten auf einmal. Ebenfalls erstarrten die Säfte der Baumrinde, welche den Schmetterling umgab, und seine Temperatur stieg plötzlich bis —1,5°. Dies dauerte aber nicht lange; als alle seine Säfte erstarrten, begann die Eismasse sich wieder abzukühlen und der Schmetterling wäre gestorben, wenn er sich bis zu jener Temperatur abgekühlt hätte, bis zu welcher seine Säfte vor dem Gefrieren sich überkühlt hatten; den andern Tag aber wurde es wärmer, und die Temperatur seines Eiskörpers konnte nicht so niedrig fallen. Im Februar kamen warme Tage, und einmal thaute der Schmetterling auf. Als es an der Sonne 14° wurde, begann der Schmetterling lustig zu flattern, gegen Abend wurde es aber wieder kalt, und er schlief in der Spalte eines anderen Baumes wieder ein. Fröste stellten sich abermals ein und wie absichtlich stärker als im Januar. Die Säfte des Schmetterlings gefroren diesmal jedoch nicht, da er nun zum zweiten Male der Abkühlung unterworfen war. Ende März verließ er seinen Zufluchtsort, um nicht wieder zurückzukehren. Im April fand unser Schmetterling einen Lebensgefährten, legte Eier, und starb einige Tage nachher, aber nicht durch Kälte, sondern an Altersschwäche, welche sich seiner bemächtigte, nachdem er seine Pflicht, Nachkommen zu hinterlassen, erfüllt hatte.

Wenn also der Schmetterling, der Käfer oder ein anderes Insekt die Fähigkeit, in gewissen Grenzen ihre Körpertemperatur zu ändern, im Wege der natürlichen Zuchtwahl erworben haben, so muss in den

Gegenden, wo die durchschnittliche minimale Temperatur sehr niedrig ist, auch der kritische Punkt des Insektes niedriger sein, als in den Gegenden, wo dieses Minimum nicht so niedrig ist. Mit anderen Worten, die Säfte der Insekten, welche z. B. in Grönland leben, müssen sich bis zu einer bedeutend niedrigeren Temperatur überkühlen (ohne zu gefrieren), als die derjenigen Insekten, welche man z. B. in tropischen Gegenden vorfindet.

Nehmen wir einige Beispiele.

In Sophia ist die Durchschnittstemperatur der kalten Monate —5,5° und die höchste Kälte —21,8° (Durchschnitt für einige Jahre). In Paris sind die respektiven Temperaturen +3,0° und —10,0°. Wenn die oben erwähnte Voraussetzung richtig ist, so muss z. B. eine Rhodocera rhamni, welche in Sophia überwintert hat, einen niedrigeren kritischen Punkt haben, als ein gleiches Exemplar, welches in Paris überwinterte; dasselbe muss auch Bezug auf Raupen haben, z. B. Satyrus briseis, welche im Winter schlafen, eben so wie auf alle Insekteneier, welche der Winterkälte ausgesetzt sind.

Dass gewisse Insekten dem Klima einer gegebenen Gegend sich nicht anpassen konnten und daher in derselben nicht angetroffen werden, ist aus Tausenden von Beispielen bekannt. So wird Vanessa cardui auf der ganzen Erdkugel angetroffen, wie in der südlichen, so auch in der nördlichen Halbkugel; in den tropischen Gegenden dagegen existirt sie nicht. Deilephila nerii hat ihr Vaterland in Südeuropa, Nordafrika und Kleinasien, wird aber bei günstigem starken Winde bis nach Deutschland (auch Sophia) verschlagen, wo sie auf dem Oleander (Nerium Oleander) ihre Eier legt. Die entstandenen Raupen verwandeln sich im August in Puppen, aus welchen im September und Oktober sich schöne, große, grüne Schmetterlinge entwickeln. Obgleich diese Schmetterlinge, jetzt Sophianer geworden, auch wieder Eier legen, aus welchen wieder Raupen entstehen, welche letztere ihrerseits, wenn der Herbst warm ist, noch Zeit haben, sich in Puppen zu verwandeln, entstehen aus diesen Puppen im Frühling doch keine Schmetterlinge mehr, weil die Winterkälte sie tödtete. Nur sehr selten in Deutschland, wenn der Winter warm ist, entwickeln sich aus den überwinterten Puppen Schmetterlinge. Zu dieser Kategorie gehört auch der Schmetterling »Todtenkopf« (Acherontia atropos) und noch viele andere.

Ob die Insekten die Lage des kritischen Punktes auf der Thermometerskala zu ändern vermögen und auf welche Weise, d. h. welche Eigenschaften sie besitzen zur Änderung der Temperatur, bis zu welcher die Überkühlung ihrer Säfte stattfindet — darauf antwortet uns die gegenwärtige Untersuchung.

Der Insektenkörper besteht aus Zellen, welche mit Säften gefüllt sind; außerdem befinden sich in ihm verschiedene Organe, welche zur Verdauung, Aufnahme von Nahrung etc. dienen und die Eigenschaft von Kapillarröhrchen besitzen. Der Saft der Insekten tritt bei Abkühlung unter 0° theilweise aus den Zellen heraus und bildet um dieselben eine Eisdecke (wenn auch aus unreinem Eise), welche auf den dichteren Rest einen Druck ausübt und damit das Gefrieren desselben bei dem Normalpunkt (z. B. bei —1,5°) verhindert, wie es die Versuche mit dem porösen, mit Birnensaft gefüllten Thoncylinder zeigten, oder noch besser die Versuche mit der mit Wasser gefüllten Glaskugel (welche die Rolle der Eiskruste spielt). In Folge des Druckes findet die Überkühlung des Restes der Säfte statt und zuletzt, wenn der Eispanzer in Folge der Saftausdehnung beim Abkühlen den Druck aus dem Inneren der Zelle nicht mehr aushalten kann, platzt er, und der Rest des Saftes gefriert nunmehr bei gewönlicher Temperatur plötzlich, wobei die Temperatur bis zum normalen Gefrierpunkt der Säfte steigt. Natürlich gestatten auch kapillare Organe der Insekten eine Überkühlung der in ihnen befindlichen Säfte, wie es die Versuche mit Kapillarröhrchen zeigten; obwohl die angeführten Versuche dabei nicht ergaben, dass der Überkühlungsgrad, wie es scheint, vom Durchmesser der Röhren in Grenzen von 0,90 bis 0,28 mm unabhängig sei, kann man dennoch mit großer Wahrscheinlichkeit vermuthen, dass bei noch geringeren Durchmessern der Überkühlungsgrad der Flüssigkeiten in Kapillarröhren größer wird.

Welcher Theil der Insektensäfte beim »Temperatursprunge« nach ihrer Überkühlung erstarrt, kann man vorläufig noch nicht genau sagen, man kann jedoch schon jetzt mit Sicherheit behaupten, dass unmittelbar nach dem »Temperatursprunge« der ganze Saft nicht völlig erstarrt und zwar aus folgenden Gründen:

Wasser hat, wie bekannt, die latente Erstarrungswärme = 80 Kalorien. Wenn der »Sprung« eines Grammes Wasser bei dessen Überkühlung z. B. bei —80° stattfinden würde, so hätte dieses Wasser beim Erstarren 80 Kalorien latente Wärme entwickelt; da aber das Wasser bereits —80 Kalorien besaß (spec. Wärme = 1), so erhält man im Resultate:

$$+80 - 80 = 0 \text{ Kalorien,}$$

oder, was dasselbe ist, 0°; d. h. die ganze Masse hätte eine Temperatur von 0° und ohne jegliche latente Wärme; dies aber stellt Eis vor. Auf diese Art würde das ganze Wasser in diesem Falle sich in Eis bei 0° verwandeln.

Wenn der »Temperatursprung« bei Überkühlung des Wassers bis zu —40° stattfinden würde, so hätte in diesem Falle das Wasser +80 Kalorien entwickelt, während es vor dieser Entwicklung nur —40 Kalorien besaß, d. h. man hätte als Resultat erhalten:

$$+80 - 40 = +40 \text{ Kalorien,}$$

wobei die ganze Masse in Folge der Eisbildung wiederum die Temperatur von 0° hätte. Dies bedeutet, dass die Hälfte des Wassers sich bei 0° in Eis verwandelte, während die andere Hälfte des Wassers auch 0° hat, aber die latente Wärme beträgt nur 40 Kalorien, d. h. diese Hälfte kann kein Eis vorstellen, sondern nur Wasser.

Mittels weiterer ähnlicher Betrachtungen würden wir zu dem Schlusse gelangen, dass das überkühlte Wasser, z. B. bis zu —10°, nach dem »Temperatursprunge« nur $^1/_8$ (nach Gewicht) Eis bei 0° bilden möchte, während die anderen $^7/_8$ als Wasser bei 0° übrig bleiben.

Daraus folgt, dass, wenn die Insektensäfte nur aus reinem Wasser beständen, bei der Überkühlung ihrer Säfte bis zu —10° und der darauf folgenden Erstarrung dieser Säfte (»Temperatursprung«) nur $^1/_8$ aller Säfte erstarren würde, während die übrigen $^7/_8$ noch flüssig blieben. Bei weiterer Abkühlung nach dem »Sprunge« würden diese $^7/_8$ ihre latente Wärme allmählich verlieren und sich in Eis verwandeln, bis schließlich nach dem Verlust dieser vorräthigen Kalorien der ganze Saft sich in Eis bei 0° verwandeln würde. Bei noch weiterer Abkühlung würde der erstarrte Saft schon Temperaturen von —1°, —2°, —3° etc. zeigen.

Wir kennen vorläufig noch nicht die latente Erstarrungswärme der Insektensäfte, noch weniger aber ihre specifische Wärme, desshalb kann man auch vorläufig von einer genauen Bestimmung des Quantums des erstarrten Saftes nach dem »Temperatursprunge«, wie oben erwähnt, noch nicht reden; wir müssen aber zulassen, dass ein Theil dieser Säfte aus Wasser als Lösungsmittel besteht und aus Wasser, welches nach SACHS (55) »von den Adhäsionskräften in Molekularporen der Zellhaut und der Protoplasmagebilde als Imbibitionswasser festgehalten wird« (p. 44). Dieser zweite Theil des Wassers kann wirklich eine geringere specifische Wärme und auch

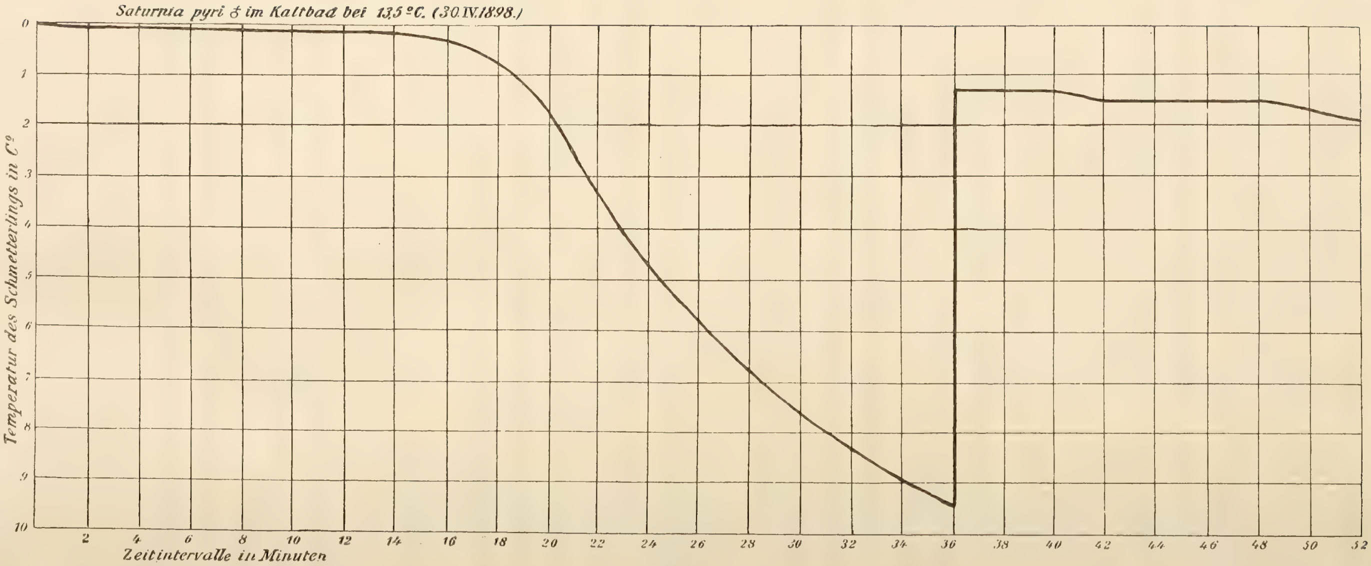


Fig. 3.

Die Kurve stellt den Gang der eigenen Temperatur von Saturnia pyri ♂ dar, aber bei der Lufttemperatur von —13,5° C.

latente Erstarrungswärme besitzen[1], der erste Theil aber kann nicht sehr stark von 1 resp. 80 Kalorien abweichen, und es würde sich folglich bei der Überkühlung der Insektensäfte, z. B. bis zu —16°, nur $^1/_5$ Theil dieses auflösenden Wassers nach dem »Sprunge« in Eis verwandeln.

Wir müssen jedoch den oben erwähnten Umstand nicht außer Acht lassen, dass bei der Abkühlung des ganzen Insektes ein Theil des Wassers, welches in seinen Säften enthalten ist, aus den Zellen seines Körpers früher austritt, als die Überkühlung der Säfte stattfindet, und somit eine Art Eispanzer auf der Oberfläche der Zellen oder ihrer Konglomerate bildet, wodurch die Überkühlung der übrigen Flüssigkeit bedingt wird. In Folge dessen bleibt nicht viel von überkühltem Wasser übrig. Für die vollständige Erstarrung des Wassers nach dem »Temperatursprunge« ist jedoch eine Abkühlung bis zu —80° nothwendig. Da die Überkühlung der Insektensäfte nicht tiefer als von —10° bis —15° C. stattfindet, so kann folglich auch ihre Erstarrung nach dem »Sprunge« nicht vollständig, sondern nur theilweise zu Stande kommen.

Die Kurve in Fig. 3 zeigt, dass nach dem »Temperatursprung« (36 Minuten) von —9,5° auf —1,3° die Temperatur des Schmetterlings (—1,3°) innerhalb 4 Minuten konstant blieb, um darauf zu fallen. Dieser Umstand zeigt, dass wirklich nicht der ganze Saft nach dem »Sprunge« erstarrte, und dass der noch nicht erstarrte Theil bei weiterer Abkühlung erst nach 4 Minuten zur Erstarrung gelangte, worauf die Temperatur dieses festen erstarrten Theils innerhalb 2 Minuten (bis zu 42 Minuten) sank, danach noch ein anderer Theil des Saftes mit etwas niedrigerem Erstarrungspunkt anfing, innerhalb 6 Minuten fest zu werden (da die Temperatur während dieses Zeitintervalles wieder konstant blieb). Schließlich erstarrte auch dieser Theil, um sich weiter abzukühlen. Auf diese Weise zeigt die gegebene Kurve im Safte das Vorhandensein wenigstens zweier Flüssigkeiten mit verschiedenen Erstarrungspunkten (—1,3° resp. —1,6°).

Der Verlauf der Kurve *c* in Fig. 4 für den Schmetterling Papilio podalirius ist vor und nach dem »Temperatursprunge« ganz verschieden. Die Kurve nach dem »Sprunge« zeigt, dass eine der überkühlten Flüssigkeiten des Saftes nach dem »Sprunge« auf

---

[1] Vide meine Abhandlung: »Einige physikalische Eigenschaften von Kupfersulphat.« Journ. der russ. phys.-chem. Gesellsch. XXV. p. 265. 1893.

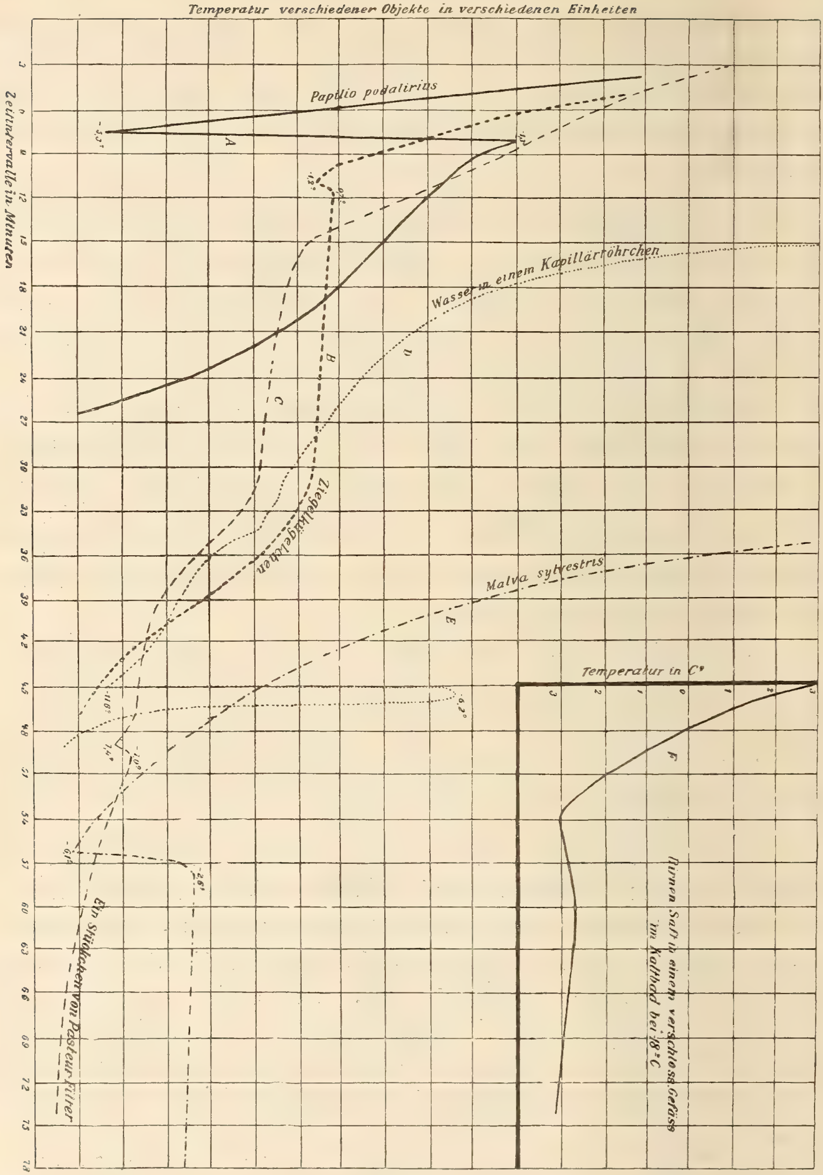


Fig. 4.

Alle Kurven stellen den Gang der eigenen Temperatur, abhängig von der Zeit, dar und zwar: *A* von Papilio podalirius bei Lufttemperatur von —14° C.; *B* von einem mit Wasser imprägnirten Ziegelsteinkügelchen bei Lufttemperatur von —18° C.; *C* von einem mit Wasser imprägnirten Stückchen des Porzellanfilters (von Pasteur) bei Lufttemperatur von —18° C.; *D* von gewöhnlichem Wasser in einem Kapillarrohr ($2r = 0{,}56$ mm) bei Lufttemperatur von —14° C.; *E* von einem Stück des Stengelchens von Malva sylvestris bei Lufttemperatur von —13° C.; *F* vom Birnensaft in einem verschlossenen Gefäß bei Lufttemperatur von —18° C. Die Ordinaten sind in dieser Figur für alle Kurven (mit Ausnahme der Kurve *F*) in verschiedenen Temperatureinheiten [$n = k\,(t_0 - x)$] ausgedrückt. Die Ziffern, welche beim Maximum oder Minimum jeder Kurve stehen, bedeuten Celsiusgrade. Die Abscissen bedeuten Zeitintervalle in Minuten.

einmal erstarrte, und desshalb verläuft die Kurve während der ersten Minute (von der 8. bis 9. Minute) parallel mit der Kurve vor dem »Sprunge«. Darauf fand die Abkühlung langsam statt, d. h. ein anderer Theil des Saftes, ohne bestimmten Erstarrungspunkt, fing an zu erstarren, da die Kurve zur Abscisse nicht parallel verläuft. Es ist möglich, dass diese Erstarrung dem Imbibitionswasser zuzuschreiben ist, welches aus den Zellenporen und aus dem Protoplasma heraustrat.

Das Studium der Kurven des Temperaturverlaufes der Insekten bei der Abkühlung (abhängig von der Zeit) nach dem »Sprunge« kann uns eine Vorstellung über thermische Eigenschaften der Säftebestandtheile der Insekten verschiedener Arten geben, besonders wenn man die Empfindlichkeit der in dieser Abhandlung beschriebenen Methode für die Temperaturmessung noch weiter steigern wird. —

Ich will hier noch einige Worte über eine wahrscheinliche Hypothese sagen, welche das Moment des Auftretens des Todes der Insekten beim Abkühlen ihres Körpers erklären kann.

Die gegenwärtige Untersuchung zeigte, dass der Tod erst dann eintritt, wenn die Temperatur bei der Abkühlung des Insektenkörpers nach dem »Temperatursprung« wieder bis zu jenem Punkte sinkt, bis zu welchem die Säfte vor dem »Sprunge« überkühlt waren.

Die aufzustellende Hypothese, welche diese Thatsache erklärt, besteht in Folgendem:

Im Insektensafte sind verschiedene Flüssigkeiten und auch feste Substanzen mit speciellen Funktionen für die Lebensthätigkeit der Insekten vorhanden. Diejenige Thatsache, welche ich Gelegenheit hatte öfters zu beobachten, dass beim Überkühlen der Säfte — aber nicht bei ihrem Erstarren — das Insekt wieder belebt wird, wenn es bei Zimmertemperatur gelassen wird, wobei der Grad der Lebensthätigkeit nach seiner Energie wieder derselbe wird, zeigt, dass dabei keine für das Leben schädlichen Veränderungen (physikalische oder chemische) im Insektenkörper bei dieser Überkühlung stattfinden.

Etwas Anderes findet bei der Überkühlung der Säfte nach dem »Temperatursprung« statt. Ein Theil derselben erstarrt dabei in den Zellen selbst, und diese Erstarrung dauert auch bei weiterer Abkühlung nach dem erwähnten »Sprunge« fort. Auf diese Art erfolgt bereits eine gründliche Veränderung des Zellensaftes, welche die Lebensfähigkeit des Insekts mehr und mehr vermindert. Wenn man das Insekt jetzt der Zimmertemperatur aussetzt, lebt es wieder auf, wobei jedoch seine jetzige Lebensthätigkeit nur ein Bruchtheil derjenigen Lebensthätigkeit darstellen wird, welche es vor der Erstarrung hatte. Dieser Bruchtheil wird desto geringer sein, je mehr die Ab-

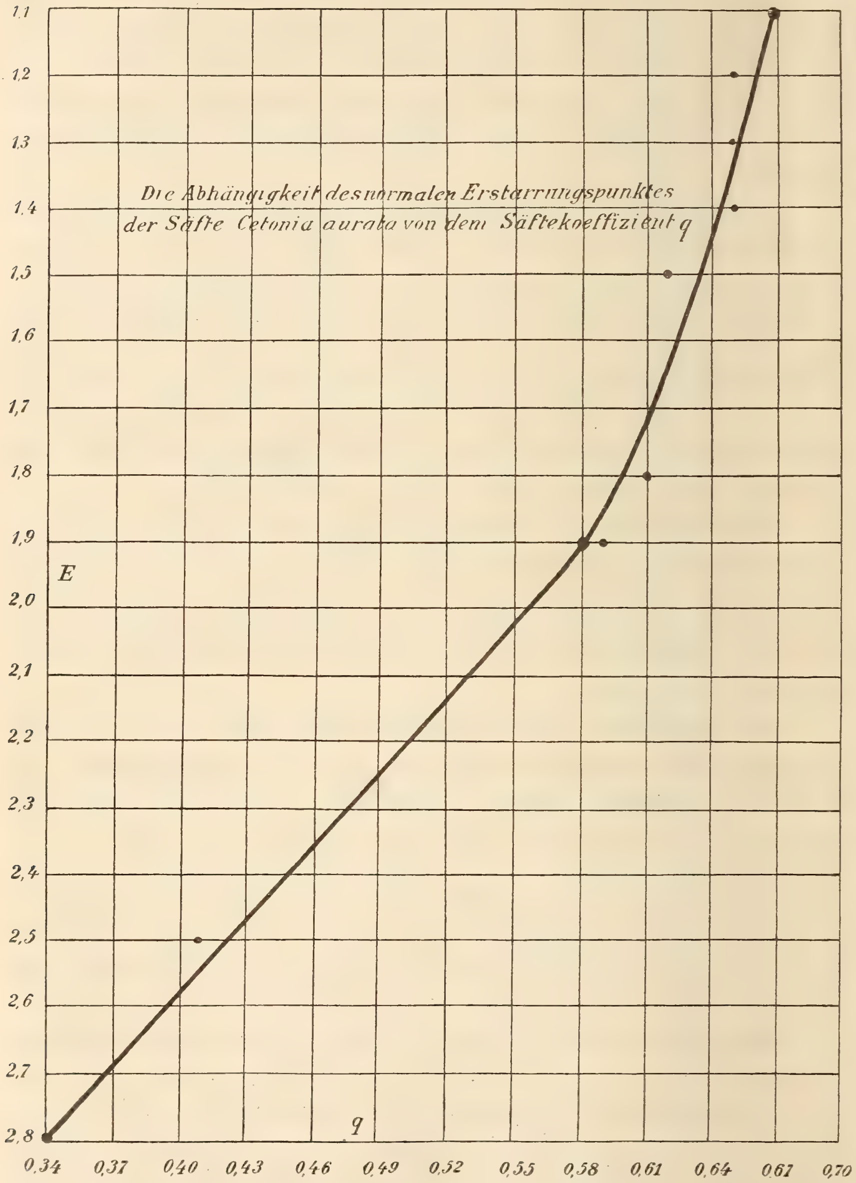


Fig. 5.

Die Kurve zeigt die Abhängigkeit des normalen Erstarrungspunktes der Säfte von Cetonia aurata von dem Säftekoefficient $q = \frac{P}{M}$, wo P das Gesammtgewicht und M das Gewicht des Insektensaftes bedeutet.

kühlung des Insektes nach dessen »Temperatursprung« sich dem kritischen Punkt (T) nähert, und dieser Bruchtheil wird gleich 0 werden, wenn die Abkühlung des Insektes mit T zusammenfällt.

Diesen letzteren Umstand kann man sich folgendermaßen erklären: Im Insektensaft ist eine gewisse Substanz x vorhanden, deren Erstarrung (oder vielleicht Gerinnen) unbedingt tödlich für das Insekt ist. Diese Substanz hat eine sehr geringe Erstarrungswärme und auch Erstarrungstemperatur $= T$ (der oben erwähnte kritische Punkt). Bei der Überkühlung der Insektensäfte wird nämlich desshalb im Temperaturverlauf des Insektenkörpers ein »Sprung« erhalten, weil im Momente, wo die Überkühlung den Punkt T erreicht, die Substanz x bei diesem ihren normalen Erstarrungspunkte (T) erstarren »wolle«; sie ertheilt jedoch dadurch, dass sie, wenn auch nur ein einziges, festes Molekül gebildet hat, der überkühlten Flüssigkeit, deren Erstarrungspunkt höher als T liegt (gewöhnlich bei $-1{,}5^\circ$), einen Stoß, durch den die Erstarrung hervorgerufen wird. Die Substanz x wird keine Zeit haben, weitere feste Moleküle zu bilden, da beim Erstarren des Wassers eine große Quantität der Erstarrungswärme frei wird, und desshalb wird sie nach dem »Temperatursprunge« des Insektes wieder weiter flüssig bleiben. Auf diese Weise bleibt der für die Lebensthätigkeit des Insektes hauptsächlichste Theil der Substanz x unverändert. Wenn schließlich die Temperatur nach dem »Sprunge« wieder bis zu T fällt, erstarrt die Substanz x, und das Insekt stirbt unwiderruflich.

Da in dem Kurvenverlauf für Papilio podalirius (Fig. 3, Kurve A) keine scharfe Veränderung nach dem »Sprunge« bei T beobachtet wird, so weist dieser Umstand darauf hin, dass von der Substanz x im Insektenkörper sehr wenig vorhanden ist, wobei, wie oben vermuthet, auch ihre Erstarrungswärme sehr gering ist.

Da die Größe T für verschiedene Insektenarten verschieden ist, so bedeutet dies, dass die Substanz x keine konstanten Eigenschaften besitzt. Als Beispiel der Veränderlichkeit dieser Eigenschaften kann im gegebenen Falle Eiweiß dienen. Lewith (39) untersuchte globulinfreies Eieralbumin, welches im Wasser sehr leicht löslich ist, und dessen Lösung bei 56° bis 57° C. gerinnt. Das Eiweiß mit 25% Wasser gerinnt bei 74° bis 80°, dasselbe mit 18% Wasser bei 80° bis 90° und das Eiweiß mit 6% Wasser bei 145°; das ganz wasserfreie Eiweiß gerinnt nach Maas erst bei 160° bis 170°. —

Schlusswort.

Wenn wir alles hier Erörterte in Bezug auf die Temperatur der Insekten zusammenfassen, kommen wir zu folgenden Schlussfolgerungen:

1) Die Temperatur der Insekten wechselt in sehr weiten Grenzen, ohne scheinbar böse Folgen für ihr Leben nach sich zu ziehen, und ist bei in Ruhe sich befindenden Insekten der Temperatur der umgebenden Luft gleich. Bei der Bewegung der Insekten steigt die Temperatur ihres Körpers.

2) Beim Steigen der Lufttemperatur zeigen Anfangs die Insekten keine besondere Unruhe; sobald aber ihre Körpertemperatur bis 39° steigt, beginnen sie sich stark zu bewegen und sterben bei 46°—47°.

3) Beim Sinken der Temperatur der umgebenden Luft steigt die Körpertemperatur der Insekten Anfangs gleichmäßig, dann plötzlich (dieser Punkt entspricht der normalen Temperatur des Gefrierens der Säfte) und sinkt nachher wieder langsam. Der Anfang dieses »Sprunges« liegt zuweilen sehr niedrig (—15°), und die plötzliche Temperaturerhöhung beim »Sprunge« erreicht gewöhnlich —1,5°.

4) Das Insekt stirbt bei der Abkühlung, wenn seine Körpertemperatur nach dem »Sprunge« ungefähr bis zu derjenigen Temperatur, bei welcher dieser »Sprung« (kritischer Punkt) stattfand, oder noch niedriger sinkt.

5) Die Art des Aufthauens der Insekten nach dem Gefrieren ihrer Säfte hat keinen bemerkbaren Einfluss auf ihre Rückkehr zum Leben, sondern nur auf die Intensität des letzteren.

6) Der »kritische Punkt« ist nicht gleich bei verschiedenen Arten Insekten, sogar bei verschiedenen Exemplaren einer und derselben Art, und variirt in gewissen Grenzen.

7) Die Größe des »kritischen Punktes« und die normale Temperatur des Säftegefrierens beeinflussen:

a. die Nahrung; und zwar je länger ein gegebenes Insekt ohne Nahrung bleibt, desto niedriger ist die normale Temperatur des Gefrierens seiner Säfte; parallel damit sinkt auch der kritische Punkt; und:

b. das abermalige Einfrieren, welches den »kritischen Punkt« heruntersetzt, eben so wie die normale Temperatur des Säftegefrierens. Bei weiteren Wiederholungen des Einfrierens zeigt das Insekt keine Überkühlung der Säfte mehr, sondern diese gefrieren in normaler Weise gleich beim Anfange der Abkühlung des Insektes.

8) Je größer das Verhältnis des Säftegewichtes des Insektes zum Gesammtgewicht seines Körpers (für verschiedene Exemplare einer und derselben Art) ist, desto höher ist der normale Punkt der Säfteerstarrung des Insektes.

9) Die Pflanzen zeigen ebenfalls bei Abkühlung einen Temperatur-»Sprung«, analog dem bei den Insekten beobachteten. Genau wie bei den letzteren sinkt, je öfter eine und dieselbe Pflanze dem Erfrieren unterworfen wird, die Überkühlung ihrer Säfte desto niedriger.

10) Alle bei der Abkühlung der Insekten beobachteten Erscheinungen erklären sich durch Säfteüberkühlung, wie dies analoge Versuche mit dem Gefrieren des Wassers in Kapillarröhrchen, in der Ziegelkugel, in der zugelötheten Glaskugel und die Versuche mit dem Gefrieren des Birnen- und Citronensaftes in verschlossenen porösen Thoncylindern zeigen.

Sophia, im Juni 1899.

Litteraturverzeichnis.

1. Andriaschew, Handb. für die rationelle Bienenzucht. Kjew 1890. (Russisch.)
2. Becquerel, Traité de physique considérée dans ses rapports avec la chimie et les sciences naturelles. Paris. Tome II. p. 59, 60, 61. 1844.
3. Berthold, Neue Beobachtungen über die Temperatur der kaltblütigen Thiere. Göttingen 1835.
4. Brandt u. Ratzeburg, Darstellung und Beschreibung der in der Arzneimittellehre in Betracht kommenden Thiere. Berlin 1832.
5. Breyer, Ann. Soc. entomolog. belg. Tome IV. p. 92. 1860.
6. Bütschli, Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels, insbesondere der Respiration bei den Insekten. Archiv für Anat. u. Physiol. u. wiss. Medicin von Reichert u. du Bois-Reymond. p. 348—361. 1874.
7. [J. David], Ann. de phys. et chim. 2e série. Tome XXXIII. p. 180. 1826. [Citirt nach Dutrochet. Offenbar eine Verwechslung mit dem darauf folgenden Autor.]
8. Davy, John, Observations sur la température de l'homme et des animaux des divers genres. Ann. de phys. et chim. 2e série. Tome XXXIII. p. 180—197. 1826.
9. Decrosen, Oken's Isis. p. 734. 1845.
10. Dönhoff, Archiv für Anat. und Physiologie und wissensch. Medicin von Reichert und du Bois-Reymond. p. 724. 1872.
11. Dorfmeister, Georg, Über den Einfluss der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Graz 1880.
12. Dubost, Méthode avantageuse de gouverner les abeilles fondée sur de nouvelles expériences. XII + 139 pag. 1880. Bourg.

13. Dutrochet, Recherches sur la chaleur propre des êtres vivans à basse température. Ann. des sciences naturelles. Partie botanique. 2e série. XIII. p. 5—49, avec 1 fig. 1840.

14. —— Recherches sur la chaleur propre des êtres vivans à basse température. Chapitre II. Recherches sur la chaleur propre des animaux à basse température. Ann. des sciences naturelles. Zoologie. 2e sèrie. XIII. p. 5—58. Jan. — Juin 1840.

15. Fischer, E., Transmutation der Schmetterlinge in Folge Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenese der Vanessen. Berlin. 36 pag. 1895.

16. —— Neue experimentelle Untersuchungen und Betrachtungen über das Wesen und die Ursachen der Aberrationen in der Faltergruppe Vanessa. Berlin. 67 pag. mit 12 Abbildungen und 2 Tafeln. 1896.

17. —— Zwei sonderbare Aberrationen von Vanessa antiopa und eine neue Methode zur Erzeugung der Kälteaberrationen. Sonderdruck aus der »Illustr. Wochenschr. für Entomologie«. Neudamm. 7 pag. 1897.

18. —— Beiträge zur experimentellen Lepidopterologie. Illustr. Wochenschr. für Entomologie. Neudamm. Bd. II: Nr. 33, p. 513—516; Nr. 37, p. 577—583; Nr. 38, p. 595—600; Nr. 44, p. 689—695; Bd. III: Nr. 4, p. 49—53; Nr. 12, p. 181—183; Nr. 16, p. 241—243; Nr. 17, p. 262—264. Nr. 18, p. 278—280; Nr. 23, p. 354—357. 1898. Bd. IV: Nr. 3, p. 33—34; Nr. 5, p. 67—69. 1899.

19. —— Experimentelle kritische Untersuchungen über das procentuale Auftreten der durch tiefe Kälte erzeugten Vanessen-Aberrationen. Societas entomologica. XIII. Nr. 22. p. 169—171; Nr. 23, p. 177—179. 1899.

20. Girard, Maurice. Études sur la chaleur libre dégagée par les animaux invertébrés et specialement les insectes. Ann. des sciences naturelles. Zoologie. 5e série. XI. p. 134—274. 1869.

21. —— Les méthodes experimentelles pouvant servir à rechercher la chaleur propre des animaux articulés et specialement des insectes. Paris 1862.

22. —— Recherches sur la chaleur des articulés. Ann. Soc. entomolog. de France. Tome I, p. 503—508. 1861; Tome II, p. 345—347. 1862. Tome III: p. 92—98. 1863.

23. Graber, Veit, Thermische Experimente an der Küchenschabe (Periplaneta orientalis). Arch. für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere von Pflüger. Bd. XLI. p. 240—256. 1887.

24. Hausmann, De animalium exsanguinum respiratione. Gottingae 1803.

25. Huber, P., Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes. Avec 2 pl. Paris et Genève 1810.

26. —— The natural History of ants, translated from the French with notes, by J. R. Johnson. London 1820.

27. Huber, François. Nouvelles observations sur les abeilles. 2e édition, considérablement augmentée (par son fils Pierre Huber). 2 Tomes. Paris et Genève 1792—1814.

28. —— Neue Beobachtungen über die Bienen, in Briefen an Bonnet. Aus dem Französischen mit Anmerkungen und Zusätzen vermehrt von Riem. Dresden 1793.

29. —— Neue Beobachtungen über die Bienen. Voigt's Magazin für den neuesten Zustand der Naturkunde, mit Rücksicht auf die dazu gehörigen Hilfswissenschaften. Bd. VIII. p. 433—434. 1804.

30. Hunter, Philos. Trans. 1792.

31. Juch, Carl Wilhelm, Ideen zu einer Zoochemie, systematisch dargestellt. Mit Zusätzen und einer Vorrede versehen von Joh. Bartholomä Trommsdorff. Erfurt 1800.

32. Kirby u. Spence, Einleitung in die Entomologie. Übersetzt von Oken. II. p. 497.

33. Kochs, W., Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilig völlig unterbrochen werden? Biologisches Centralblatt. Bd. X. p. 673. 1890.

34. —— Über die Vorgänge beim Einfrieren und Austrocknen von Thieren und Pflanzen. Ebenda. Bd. XII. p. 330. 1892.

35. Koschewnikow, T., Über die Bedeutung der die Bienen umgebenden Lufttemperatur für ihr Leben und über die Temperatur der Bienen selbst. Russische Bienenliste. 1895—1896. (Russisch.)

36. Kulagin, N., Zur Biologie von Ocneria dispar in Russland. Sonderdruck aus der »Illustr. Wochenschr. für Entomologie.« Neudamm.

37. —— Beobachtungen über die Temperatur der Bienen im Bienenstock von Route. Journ. der Land- und Forstwirthschaft. Bd. CLXXXIX. Nr. 4. p. 163—169. Moskau 1898. (Russisch.)

38. Lecoq, H., De la transformation du mouvement en chaleur chez les animaux. Comptes rendus des séances de l'Acad. des sciences. Paris. Tome LV. p. 191—192. 1862.

39. Lewith, S., Archiv für experimentelle Pathologie. Bd. XXVI. p. 341. 1890.

40. Merrifield, F., Transact. Entom. Soc. p. 425. 1884.

41. Molin, R., Das Leben und die rationelle Zucht der Honigbiene. Wien. XII + 212 pag. mit 31 Grav. 1880.

42. Müller-Erzbach, Die Widerstandsfähigkeit des Frosches gegen das Einfrieren. Zool. Anz. p. 383. 1891.

43. Mussehl, Über das Winterleben der Stockbiene. Oken's Isis. p. 572. 1836.

44. Newport, George, On the Temperature of Insects, and its connexion with the Functions of Respiration and Circulation in this Class of Invertebrated Animals. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CXXVII. Part. II. p. 259—339. 1837.

45. —— Philos. Transact. Part. II. p. 551. 1836.

46. Nicolet, Hercule, Recherches pour servir à l'histoire des Podurelles. Mém. de la société helvétique. Tome VI, avec 9 planches. 88 pag. 1841. Parallel-Titel: Neue Denkschriften der allgemeinen Schweizer Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften.

47. Nobili et Meloni, Recherches sur plusieurs phénomènes calorifiques entreprises en moyen du thermomultiplicateur. Ann. de phys. et chim. Tome XLVIII. p. 198—217. 1831.

48. Potechin, L., Nachschlagebuch für die Bienenzüchter. St. Petersburg 1891. (Russisch.)

49. Pouchet, F. A., Recherches expérimentales sur la congélation des animaux. Robin's Journal de l'anatomie et de physiologie. III. p. 1. 1866.

50. Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des insectes. Pariser Ausgabe: I. 1734; II. 1736; III. 1737; IV. 1738; V. 1740; VI. 1742; Amsterdamer Ausgabe: I. u. II. 1737; III. 1738; IV. 1740; V. 1741; VI. 1748.

51. Régnault, Ann. de phys. et chim. 3e série. XXVI. p. 517. 1819.

52. Reichenau, W. v., Die Züchtung des Nesselfalters (Vanessa urticae L.), ein Beweis für den direkten Einfluss des Klimas. Kosmos. V. 12. p. 46. 1882.

53. Rengger, J. R., Physiologische Untersuchungen über die thierische Haushaltung der Insekten. Tübingen 1817.

54. Rödel, Hugo, Über das vitale Temperaturminimum wirbelloser Thiere. Zeitschr. für Naturwissenschaften. Vierte Folge. LIX. V. Bd. p. 183—214. 1886.

55. Sachs, Julius, Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. Bd. I. Leipzig 1892.

56. Schultze, Max, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. p. 48. 1863.

57. Schulz, H., Über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Stoffwechsel und Körpertemperatur bei Amphibien und Insekten. Inaug.-Dissert. Bonn 20 pag. 1877.

58. Semper, Carl, Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. Mit 106 Abbild. und 2 lithograph. Karten. 1. Theil. X + 299 pag.; 2. Theil. VIII + 296 pag. Leipzig 1880. (Bildet Bd. XXXIX u. XL der internationalen wissenschaftlichen Bibliothek.)

59. Spallanzani, Lazaro, Trois mémoires sur la respiration, traduits en français, d'après le manuscrit inédit de l'auteur, par J. Senebrer. Genève 1803.

60. Standfuss, M., Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. Denkschrift der Schweiz. Naturforsch. Gesellsch. Bd. XXXVI. 81 pag. mit 5 Tafeln in Lichtdruck. 1898.

61. Timm, D., Die Biene und die Bienenwohnung. Güstrow 1882.

62. Weismann, Aug., Über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig. 94 pag. und 2 Tafeln. 1875.

63. —— Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Zoolog. Jahrbücher. Jena. Bd. VIII. 74 pag. 1895.

64. Wyman, Proc. of the Boston Society of Nat. History. Tome V. p. 157. 1856.

65. Zeller, Meteorolog. Zeitschr. p. 274. 1894.

66. Ziesielski, Bienenzucht, gegründet auf Wissenschaft und langjähriges Praktikum. Übersetzt ins Russische von J. W. Lubarski. Kasan 1895. (Russisch.)

Aus dem Gebiete der Regeneration.

Von

Eugen Schultz.

Mit Tafel XXXVI und XXXVII.

(Aus dem Zoologischen Laboratorium der K. Universität zu St. Petersburg.)

Über Regeneration der hinteren Körperhälfte bei Polychäten.

Das Material für die vorliegende Untersuchung hatte ich auf der zoologischen Station zu Roscoff (1897) und den Sommer darauf auf der biologischen Station auf der Insel Solovetzky im Weißen Meere gesammelt. Für die gastfreundliche Aufnahme im ersteren Laboratorium erlaube ich mir Herrn Akademiker LACAZE-DUTHIERS sowie allen Angestellten daselbst meinen besten Dank auszusprechen, der Besuch der zweiten Station wurde mir durch die Unterstützung der St. Petersburger Naturforschergesellschaft ermöglicht, wofür ich auch ihr meinen tiefsten Dank sage, sowie auch vor Allem Herrn Prof. SCHIMKEWITSCH, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung und Überwachung die vorliegende Untersuchung ausgeführt wurde.

Als Objekte für meine Untersuchungen dienten mir die Gattungen Harmothoë, Phillodoce, Nephthys und einige Sabelliden. Die klarsten Resultate ergab Harmothoë, auf ihr sind meine Schlussfolgerungen begründet; die anderen Formen dienten mir nur zu Vergleichungen und zur Kontrollirung. Meine Untersuchungen beschränken sich auf das regenerirende hintere Ende der genannten Polychäten.

Das Regenerat war anfänglich stets dünner und kleiner als normal (Fig. 1, 2) und wuchs immer nach dem BARFURTH'schen Gesetze senkrecht zur Durchschneidungsfläche, so dass der regenerirende Theil oft mit dem alten einen Winkel bildete. War der Schnitt aber sehr schräg geführt, so dass nur die eine Seite eines Segmentes übrig blieb, so wurde dieses ganz ausgeschlossen und fiel mit der Zeit ab, so dass auf solche Weise ein schief gewachsenes Regenerat wieder seine normale Richtung einnahm.

Irgend welche Abweichungen in äußeren Artmerkmalen, wie ich sie selbst und auch Andere bei Regeneration von Arthropodenextremitäten beobachteten, wie sie auch bei der Regeneration des Eidechsenschwanzes gesehen wurden, konnte ich nicht zu Gesicht bekommen. Augenscheinlich ist hier der ganze Regenerationsmechanismus vollkommener, angepasster und lässt keine großen Schwankungen zu, was ja auch verständlich erscheint, wenn wir in Betracht ziehen, dass die Theilung und Regeneration oft sogar sich zu einem normalen Modus der Vermehrung erheben.

Die ausführliche, histologische Untersuchung ergab folgende Resultate:

Enddarm.

Während die Untersuchungen über die Regeneration des Vorderdarmes zu ziemlich übereinstimmenden Resultaten geführt haben und es sich erwiesen hat, dass sich bei Regeneration ein typisches Stomodäum anlegt und folglich die Regeneration hier mit dem embryonalen Entwicklungsgange übereinstimmt, herrschen über die Regeneration des Enddarmes die widersprechendsten Angaben. Wir haben zwar eine Reihe sehr eingehender und gediegener Arbeiten, aber dennoch kann man die Frage kaum als entschieden ansehen, um so weniger, als in letzter Zeit die Arbeit HEPKE's (13), wie wir sehen werden, sich so unverbindend und schroff hineingedrängt hat, dass sie wieder in diese anscheinend so einfache Frage Verwirrung und Zweifel brachte.

Gehen wir zu einer kurzen Übersicht der von Anderen gewonnenen Erkenntnisse über, damit es nachher klar liegt, auf welchen Beobachtungen wir fußen können.

Miss RANDOLPH (22) (Lumbriculus) befasste sich zuerst mit der Frage. Sie schildert kurz und das Ganze nicht beweisend genug mit der Zeichnung illustrirend, wie sich das Ende des durchschnittenen Wurmes schließt, der Darm gleichfalls, sich vom Körperepithel zurückziehend, verwächst und sich dann ein typisches Proctodäum anlegt, welches als Sack dem Mitteldarm entgegenwächst und mit ihm verschmilzt.

WAGNER (30) (Lumbriculus), auf die Untersuchungen L. SCHMIDT's sich beziehend, beschreibt den Verschluss des Ektoderms, das Zurückziehen des Darmes und das Wachsthum des letzteren, bis er das Ektoderm wieder durchbricht. Nach WAGNER's Ansicht ist somit der

Enddarm entodermaler Herkunft, eine Schlussfolgerung, die wir später noch zu widerlegen haben werden.

Rievel (25) (Ophryotrocha, Nais, Allolobophora, Lumbricus) stimmt in seinen Beobachtungen mit Wagner überein. Ein Proctodäum wird auch nach ihm nicht gebildet. Den Enddarm hält auch er, auf demselben logischen Irrthume fußend, für entodermal.

Durch Wagner und Rievel schien die Frage über die Regeneration des Enddarmes somit entschieden, als unerwarteter Weise die Arbeit Hepke's (13) (Nais) alle früheren Untersuchungen umstürzen wollte. Er beschreibt, nach Verschluss von Körperepithel und Darm, ein Auswandern von Ektodermzellen zu dem Darmende. Diese Zellen bilden einen Strang, welcher ein Lumen erhält, das mit dem Lumen des Mitteldarmes verschmilzt und zum Enddarme wird. Somit wäre der Enddarm, wie es sich gehört, ektodermaler Herkunft.

Auch Wagner (31) (Lumbriculus) veränderte plötzlich seine Ansicht und beschrieb für den Vorderdarm die Bildung eines typischen Stomodäums. Diese Beobachtung bezog sich freilich nur auf den Vorderdarm, aber sie warf zu gleicher Zeit einen Zweifel auf seine eigenen und Rievel's sich auf den Enddarm beziehenden Beobachtungen, um so mehr, da die Arbeit Hepke's vorlag.

v. Bock (2) (Chätogaster) schien indirekt die älteren Beobachtungen rehabilitiren zu wollen. Bei Knospung beschreibt er ein Verlöthen der Ränder des Körperepithels mit denjenigen des Darmes und findet keine ektodermale Einstülpung. Gleichzeitig fast arbeiteten an der Frage Michel (20) (Allolobophora, Lumbriculus, Aricia, Cirratulus, Nerine, Phyllodoce, Nephthys) und Haase (8) (Tubifex), aber auch hier wurde keine Übereinstimmung erzielt. Michel beschrieb, dass die Darmwand gleich nach der Operation mit dem Rande des Körperepithels verschmilzt, dass also die Darmöffnung während der ganzen Regenerationsperiode persistirt; Haase dagegen lässt den Darm sich schließen und vom Körperepithel umwachsen werden. Michel sah keine ektodermale Einstülpung, Haase lässt das Ektoderm in das Darmlumen hineinwachsen.

Und doch stehen sich die Angaben Michel's und Haase's nicht so schroff gegenüber, wie sie es selbst glauben. Nach dem, was ich gesehen habe, muss ich eine vermittelnde Stelle zwischen ihnen einnehmen und sehe es auch für vollständig möglich an, meine Beobachtungen mit denjenigen Wagner's, Rievel's und v. Bock's in Einklang zu bringen. Nur die Hepke'schen Resultate muss ich direkt als falsch bezeichnen, sowie auch die frühere Angabe von RANDOLPH über Anlage einer typischen Ektodermeinstülpung (Proctodäum).

Betrachten wir zuerst, was gleich nach Durchschneidung der Würmer mit dem Darme geschieht. Nach den meisten Autoren schließt sich Darm und Körperepithel, nach MICHEL nicht. Nun konnte ich Folgendes beobachten. In einigen Fällen sah ich wirklich den Darm sich zurückziehen, das Körperepithel sich über ihm schließen, die Darmwände mit einander verwachsen. Sehr bald schon, oft am dritten Tage, bricht der Darm wieder durchs Körperepithel durch, und seine Wände verwachsen mit dem Epithel des Körpers. Diese Beobachtungen würden also mit denjenigen WAGNER's, RIEVEL's und HAASE's übereinstimmen. In anderen Fällen sah ich aber oft, bei Harmothoë-Arten sogar fast immer, dass der Darm sich nicht zurückzog, das Körperepithel sich nicht schloss und dass die Darmwände direkt mit dem Körperepithel verlötheten. Dies würde mit der Beschreibung MICHEL's übereinstimmen. Ziehen wir noch die Angaben RIEVEL's und HESCHELER's (14) heran, welche gleichfalls eine bleibende Öffnung des Darmes in einigen Fällen beobachteten, sie aber für einen zufälligen Durchbruch desselben hielten, so müssen wir den Satz aufstellen, dass bei Regeneration des hinteren Endes von Anneliden sich das Körperepithel oft über dem Darme schließt, oft der letztere aber gleich mit der Körperwand verlöthet und die ganze Zeit nach außen geöffnet bleibt. Wenn wir in Betracht ziehen, dass die Art der Verletzung, also auch der Ausgangspunkt der Regeneration unendlich mannigfach sein kann, so ist es eben wunderbar genug, wenn diese atypischen Ausgänge dennoch zu typischem Ende führen, die Wege aber zu diesem Ziele müssen eben so mannigfach sein, wie die Ausgangspunkte. Wir müssen uns hier das Wort ROUX's in Erinnerung rufen, »dass die Produkte konstanter sind, als die speciellen Arten ihrer Herstellung«.

Sehen wir schon in der embryonalen Entwicklung, wo doch der Ausgangspunkt ein typischer ist, Schwankungen im Gang der Entwicklung, wie viel größer müssen diese Schwankungen bei der Regeneration sein. Im vollständigen Ignoriren dieser Schwankungen scheint mir die Ursache der großen Uneinigkeiten zu liegen, die immer in Fragen der Regenerationsprocesse auftreten. Hier ist ein strenges Dogmatisiren schwer und gefährlich. Nur die konstantesten Processe können hier ein theoretisch morphologisches Interesse beanspruchen.

Nach Durchbruch oder Verlöthung des entodermalen Darmepithels mit dem Körperepithel treten die anderen regenerativen Processe ein, die mit dem Wachsthum des hinteren Endes verbunden sind. Da das Wachsthum der Bauchseite schneller vor sich geht, wie dasjenige der Rückenseite, so liegt der neu gebildete Anus weit an der Rückenseite, über den Aftercirren. KORSCHELT (17) sieht in diesem stärkeren Wachsthum der Bauchseite einen Anklang an den embryonalen Process bei Lumbricus, wo ja auch die Bauchseite so viel schneller sich entwickelt, als die Rückenseite. Da meine Untersuchungen (und auch diejenigen MICHEL's) dasselbe Verhalten bei Regeneration von Polychäten aufweisen, bei denen wir in der embryonalen Entwicklung keinen Unterschied im Wachsthum der Bauch- und Rückenseite bemerken, so können wir in deren anfänglichen Rückenlage des Afters wohl kaum einen Anklang an ontogenetische Vorgänge erblicken.

Wenn der regenerirende Wurm schon mehrere neue Segmente gebildet hat, so sehen wir auch den Mitteldarm weiter wachsen, wir sehen in ihm viele Mitosen auftreten. Überhaupt geht sein Wachsthum wohl im Ganzen sehr schnell vor sich, denn anfänglich ragt der Enddarm oft noch ein Stück aus dem After hinaus (Fig. 3), nachher bildet er Aussackungen und Erweiterungen im analen Theile (Fig. 4). Später scheint sein weiteres Wachsthum dann aufzuhören und die Aussackungen gleichen sich aus: der Darm bekommt seine natürliche Gestalt. Was aber höchst merkwürdig ist, und worin meine Beobachtungen mit denjenigen HAASE's aus einander gehen, ist, dass ich selbst bei vollkommen regenerirten Würmern, wie z. B. bei einer Nephthys, deren regenerirtes Hinterende als ein solches nur noch durch seine hellere Färbung zu erkennen war, dass ich selbst bei ganz ausgewachsenen Regeneraten keine Spur eines ektodermalen Enddarmes entdeckte (Fig. 5). Der Mitteldarm endet direkt am Analrande und seine Grenze mit dem Ektoderm ist scharf und deutlich. Ein Enddarm wird folglich überhaupt nicht gebildet. Dieses ist nicht so wunderbar, schon SPALLANZANI wusste, dass lange nicht Alles regenerirt, was wir abschneiden. Wenn wir in Betracht ziehen, dass der Enddarm bei Polychäten überhaupt sehr kurz ist und allem Anscheine nach wohl kaum eine große physiologische Bedeutung hat, so scheint uns ein solches Nichtregeneriren des Enddarmes ziemlich zweckentsprechend. Hier findet wohl auch in gewissem Sinne eine funktionelle Anpassung des Mitteldarmes an die Funktionen des Enddarmes statt, die um so vollständiger sein kann, da die das Afterende in allen Richtungen durchziehenden Muskelfasern gemeinsam mit der gewöhnlichen Ringmuskulatur des Mitteldarmes sehr wohl den Sphinkter vertreten können.

Schon öfters haben wir gesehen, dass unwichtige Organe nicht regenerirt werden. Wagner, Rievel, v. Bock sahen gleichfalls keinen ektodermalen Enddarm sich bilden, folgerten aber daraus unbegreiflicher Weise, dass der Enddarm aus dem Entoderm gebildet werde. Und diese unlogische Schlussfolgerung wurde überall wiederholt und sehr ernst genommen als ein schwerer Beweis gegen die Keimblätterlehre. Es beweist aber nur, wozu das Unkritische unserer zoologischen Litteratur führen kann. Beobachtung kann freilich nur durch Beobachtung kritisirt werden. Aber der Übergang von der Beobachtung zur Schlussfolgerung, die Geistesarbeit des Forschers könnte von jedem denkenden Zoologen überwacht werden. Da also eine Regeneration des Enddarmes nicht stattfindet und sich kein Proctodäum bildet, so müssen wir auch der Schlussfolgerung Bülow's, dass »bei den Oligochäten caudale und embryonale Keimschichten dynamisch gleichwerthige Primitivorgane sind«, ihre Bedeutung für die Polychäten wenigstens absprechen.

Während, wie wir eben sahen, der Enddarm nicht regenerirt oder seine Stelle durch den auswachsenden Mitteldarm ausgefüllt wird, entstehen alle anderen Organe aus neuen Anlagen und nicht aus dem alten Gewebe vom selben Typus. Dank einer großen Reihe von Untersuchungen, welche sich eigentlich ausschließlich auf die Wirbelthiere bezogen, hatte sich das Gesetz formulirt, dass jedes regenerirende Gewebe aus dem alten Gewebe vom selben Typus entsteht: Nerv von alten Ganglien, Muskeln aus alten Muskelkernen etc. Dieses »Gesetz« konnte ich auch an regenerirenden Spinnenfüßen bestätigen. Hier aber, bei Regeneration von Anneliden, findet es keine Anwendung. Bauchmark, Cölom und alle Muskeln entstehen neu, aus indifferenten Anlagen, und die alten Gewebe nehmen nur in so weit am Regenerate Theil, als sie ein geringes, normales Wachsthum zeigen, Dank welchem die Verlöthung mit den neugebildeten Organen hergestellt wird.

Bauchmark.

Dass das regenerirende Bauchmark ektodermaler Herkunft ist, darin stimmen alle Angaben überein. Semper (28) behauptete zwar den Hinzutritt mesodermaler Elemente, doch wurde diese Ansicht einstimmig von Kennel (15), Bülow (3), Emery (4), Randolph (22), Makarow (18), Hepke (13), v. Bock (2), Hescheler (14), Michel (20) und Haase

(8) widerlegt, so dass wir an der rein ektodermalen Herkunft des neuen Bauchmarkes wohl nicht mehr zweifeln können. Nur FRIEDLÄNDER (6) schreibt bei verletztem Bauchmarke den Leukocyten eine regeneratorische Thätigkeit zu, doch er selbst besteht nicht sehr auf dieser Ansicht; aus seinen Photogrammen lässt sich überhaupt nichts ersehen. Vielleicht sind diese sogenannten Leukocyten doch eingewanderte Ektodermzellen. Ob die regenerirende Bauchganglienanlage paarig ist, darüber gehen die Ansichten auch aus einander. Nach SEMPER, HEPKE, HAASE ist sie unpaar, nach BÜLOW und v. BOCK paarig. Fast von allen Autoren, welche näher auf den Process eingegangen sind, wird das neue Bauchmark aus einwandernden Ektodermzellen (HEPKE, v. BOCK, MICHEL und HAASE) gebildet, wobei nach den einen (v. BOCK, HESCHELER) das alte Bauchmark sich an der Regeneration betheiligt, nach den anderen (HEPKE, MICHEL) nicht.

Das neue Bauchmark ist ektodermaler Herkunft. Bald nach Schluss der Wunde legt das Neurogliagewebe sich um den durchschnittenen Stumpf an (Fig. 6 *nvr*), denselben schützend. Doch bevor noch dieses Gewebe eine größere Dicke erreichen kann, bricht das alte Bauchmark von Neuem durch und wächst auf die alte Wunde los (Fig. 6 rechts). So sah es auch HESCHELER. Dieses fortwachsende alte Bauchmark besteht wohl nur aus Neurogliafasern, vielleicht auch aus einigen Ausläufern weiter nach vorn gelegener Ganglienzellen. Man sieht in diesem Gewebe wohl unter den Fasern einige Kerne, die aber unzweifelhaft Neurogliakerne sind. Die Ganglienzellen des alten Bauchmarkes theilen sich nicht und nehmen an der Regeneration keinen Antheil. Nie habe ich eine karyokinetische Figur im alten Bauchmarke zu Gesicht bekommen; nie drangen die alten Ganglienzellen nach hinten vor. Auf dieses Auswachsen der Neuroglia beschränkt sich die regeneratorische Thätigkeit des alten Bauchmarkes; alles Andere wird neu aus dem Ektoderm angelegt. Hier entsteht somit neues Nervengewebe nicht aus altem, wie es für Wirbelthiere als allgemeine Regel angenommen wurde.

Sehr früh, früher als irgend ein anderes Gewebe, beginnt das Bauchmark sich neu zu bilden. Bei anderen Thieren (Wirbelthiere, Spinnen) entsteht es als komplicirteres Gewebe am spätesten. Hier bildet es sich wohl so früh, weil es ein direktes Derivat des Ektoderms ist und weil auch im wachsenden Schwanzende der Anneliden sich Ektoderm fortgesetzt in Nervengewebe umwandelt. Wir sehen jedenfalls daraus, dass eine allgemeine Stufenleiter für die Reihenfolge der Regeneration von Geweben aufzustellen wohl für einzelne Thiergruppen, nicht aber für das ganze Thierreich möglich ist.

Sehr bald treten karyokinetische Figuren im Ektoderm auf. Die Zellen vermehren sich und durchbrechen die Basalmembran, welche das Ektoderm nach innen abscheidet (Fig. 6). Zuerst sehen wir nur einzelne Zellen immigriren. Sie legen sich ans Bauchmark an und haben den Habitus gewöhnlicher Ganglienzellen (Fig. 7). Andere Ektodermzellen wiederum theilen sich nicht, sondern ziehen sich in die Länge und geben Fortsätze, welche sich in das auswachsende und sich neu bildende Bauchmark versenken, es durchsetzend (Fig. 8), und somit das typische Neurogliagewebe bilden. Es ist interessant, dass man solche den Neurogliazellen sehr ähnliche Zellen, aber mit unverzweigtem Fortsatze, immer im Ektoderm findet, besonders an Stellen, wo dieses dicker wird und doch einschichtig bleibt. Für die Neurogliazellen ist somit die Umdifferenzirung der Ektodermzellen nicht groß. Dagegen muss sie für die Ganglienzellen recht bedeutend sein. Es ist interessant, dass wir hier eine solche Umdifferenzirung genau beobachten können. Wir sehen, wie die Ektodermzelle sich von ihrer Hülle löst, sich theilt, dieselbe verlässt und zur Ganglienzelle wird. Ich habe an normalem Ektoderm mit nicht geringem Fleiße nach Zellen gesucht, die man äußerlich als undifferenzirte ansehen könnte, nach Zellen, wie wir sie bei knospungsfähigen Thieren (z. B. Loxosoma, Botryllus) dort auffinden, wo die Knospe sich entwickeln soll, aber stets vergebens.

Auf Querschnitten durch regenerirendes Bauchmark unterscheiden wir deutlich diese zwei Zellenarten: Neuroglia und Ganglien. Die Neurogliazellen nehmen immer die Mitte ein, legen sich aber, wenn auch in geringerem Maße, seitwärts ans Bauchmark an. Alle Zellen zwischen den Seitenneurogliazellen und der mittleren Lamelle werden zu Ganglienzellen (Fig. 8). Beide Zellenarten lassen sich schon nach ihren Kernen gut unterscheiden. Die Ganglienzellen haben runde, kleinere Kerne, die sich stark färben; die Neurogliakerne sind groß, klar und enthalten immer ein oder zwei Kernkörper.

Das von mir gegebene Bild der Neuroglia könnte mit dem Schema Wawrzik's (32) und den Ansichten Rohde's (24) übereinstimmen, widerspricht aber der Ansicht Haller's (9), welcher die subcuticulare Natur des Stützgewebes leugnet. Jedenfalls halte ich die ektodermale Natur der Neuroglia für über jeden Zweifel erhaben.

Dort, wo ein Seitennerv gebildet werden muss, sehen wir außer der mittleren Lamelle keine Neurogliazellen (Fig. 9), da ja der Seitennerv selbst, rings von Muskulatur und Epithel eingeschlossen, keiner weiteren Stütze bedarf. Der ganze Raum wird von Ganglienzellen eingenommen, welche direkt aus dem Ektoderm stammen. Somit haben die Seitennerven dieselbe Entstehungsweise wie der mittlere Theil des Bauchstranges und sind, entgegen der Meinung SEMPER's, gleichfalls ektodermaler, nicht mesodermaler Natur. Wenn wir Fig. 9 mit Fig. 10 vergleichen, so sehen wir deutlich, dass schon im regenerirenden Bauchmarke die Segmentirung eintritt. Fig. 9 geht durch das Ganglion, Fig. 10 durch die hier so kurzen Längskommissuren. In einem Falle geht die mittlere Lamelle bis zum unteren Theile des Bauchmarkes, im zweiten Falle durchbricht sie dasselbe. Ob es diese Neurogliafasern sind, welche die Kommissuren verursachen?

Noch eine kleine Bemerkung muss ich einschalten. Nach HAASE bildet sich das neue Bauchmark von einem Punkte aus und diese Stelle bleibt bei weiterer Regeneration des hinteren Endes weit vor dem After liegen. Ich habe Bilder (Fig. 11) erhalten, welche bei flüchtiger Betrachtung die Ansicht HAASE's stützen könnten. Aber sowohl auf Querschnitten, als auch an der vorliegenden Zeichnung sieht man sehr wohl, dass das neue Bauchmark fast bis zum After neu gebildet ist (*n*), aber da die Faser und Punktsubstanz noch sehr dünn ist, so fällt dieses neu regenerirende Bauchmark nicht in die Augen. Wenn dieses neue Bauchmark dicker wird und bei weiterem Wachsthum des hinteren Endes horizontaler zu liegen kommt, so verbindet es sich mit dem alten und die Grenze zwischen alt und neu wird endgültig verwischt. Die Regeneration des Bauchmarkes geht somit an der ganzen Bauchseite des Wurmes vor sich und nicht an nur einer Stelle desselben.

Cölom.

SEMPER (28) war der Erste, der seine Aufmerksamkeit auf die regenerative Bildung des Cöloms lenkte. Er gab es als wahrscheinlich an, dass das »Mesoderm« sich aus dem Ektoderm bilde, und beschrieb eine unpaare Mesodermplatte auf der Neuralseite, die, zwischen sich die Chorda lassend, paariges Cölom wird. Diese Angabe stand der Wahrheit sehr nahe, entsprach aber den nachher auftauchenden und sich breit machenden Theorien nicht. KENNEL (15) suchte daher das neue Mesoderm auf das alte zurückzuführen und BÜLOW (3) ließ zwei Keimstreifen aus der Stelle, wo Ekto- und Entoderm in einander übergehen, hervorwachsen. EMERY (4) untersuchte nicht die Herkunft des Cöloms, er sah es fertig und sah die

Längsmuskeln aus ihm hervorgehen. PRUVOT (21) führte wieder das neue Mesoderm auf alte Peritonealzellen zurück. Miss RANDOLPH (22) beschrieb darauf einen Vorgang, in welchem es schwer ist, sich zurechtzufinden. Nach ihr bildet sich das Mesoderm aus Neoblasten (= Chordazellen SEMPER), welche sich in eine mediane und zwei seitliche Massen anordnen. Aus der medianen Masse bildet sich das ventrale Mesenterium und die ventralen Blutgefäße. Die seitlichen Massen ergeben die seitlichen Mesodermorgane. Außerdem sah sie kleine Zellen, welche wahrscheinlich die Ringmuskulatur, die dorsale Längsmuskulatur und dorsale Blutgefäße geben sollten. Das dorsale Mesoderm entsteht demnach getrennt vom ventralen; eine Ansicht, deren Entstehen uns in der weiteren Auseinandersetzung begreiflich werden wird. MAKAROW (18) beschreibt in einer ganz kurzen Mittheilung ein zweifaches Mesoderm. Das eine soll aus zwei am Anus gelegenen Entodermdivertikeln entstehen (wir haben es wohl hier nur mit jenen durch schnelles Wachsthum des Mitteldarmes entstandenen Aussackungen zu thun), das andere entsteht aus zwei seitlichen ventralen Ektodermverdickungen, welche zum Cölom werden. Während alle genannten Autoren die Herkunft des Mesoderms entweder unentschieden lassen, oder ganz irrthümliche Angaben machen, beschreibt erst HEPKE (13) ganz richtig, dass sich das »Mesoderm« aus eingewanderten Ektodermzellen bilde. Diese Einwanderung geschieht an der Stelle, wo Ektoderm in Entoderm übergeht. Dieser ungeordnete, zwei Platten bildende Haufen sondert sich in Cölom, zwischen je zwei Cölomsäcken eine Zellenreihe zurücklassend, welche zum Dissepiment wird. Aus diesen Cölomanlagen gehen die Längsmuskulatur, Nephridien, Seitenlinie, die Dissepimente, Leberzellen und Blutgefäße hervor. Nur die Ringmuskulatur bildet sich direkt aus dem Ektoderm. Demnach beschrieb HEPKE richtig die ektodermale Herkunft des Cöloms und die doppelte Herkunft des Mesoderms (Cölom und Ringmuskulatur), trotzdem er Alles nicht genau genug verfolgte und sich auch nicht der Tragweite seiner Beobachtungen recht klar war. Erst die Arbeit MICHEL's (20) brachte mehr Klarheit in die Frage — und er hätte sie gewiss zu vollständiger Klarheit gebracht, wenn er ein dankbareres Material, als es gerade Nephthys und Phyllodoce unter den Polychäten ist, gehabt hätte. Er unterscheidet zweierlei Mesoderm: Cölom und Mesenchym. Das letztere hat vielerlei Ursprung: Es entsteht aus immigrirenden Ektodermzellen, aus Cölom und vielleicht auch aus dem Entoderm. Das Cölom (bande germinalle) entsteht aus immigrirenden Ektodermzellen und wird durch die ventrale Längsmuskulatur in zwei Blätter getheilt: in ein neurales-epidermales und ein eigentlich mesodermales. Die Theilung in Cölomsäcke geschieht durch ektodermale Dissepimente.

Nach dieser kurzen Litteraturübersicht gehe ich direkt zur Beschreibung meiner Befunde über, mich weiterhin an keine der citirten Arbeiten haltend. Sie sind alle zu widerspruchsvoll und die meisten Ansichten werden nicht einmal durch Zeichnungen genügend illustrirt, so dass man ihre Entstehung nicht verfolgen kann. Selbst die fleißige und achtbare Arbeit MICHEL's lässt sich nicht klarlegen.

Das Cölothelium entsteht in der nächsten Umgebung des Bauchmarkes durch Immigration von Ektodermzellen (Fig. 12). Eine feste Grenze zwischen der Anlage des Bauchmarkes und der Cölomanlage lässt sich nicht feststellen. Das Ganze erinnert sehr an die Bilder, welche KLEINENBERG (16) uns über die Bildung der ventralen Muskelplatten aus Neuromuskelanlagen gegeben hat. Ziehen wir noch in Betracht, dass die Immigration der Zellen der ganzen wachsenden Bauchseite entlang vor sich geht, also in gewissem Sinne segmental ist (Fig. 13), so wird die Ähnlichkeit mit den KLEINENBERG'schen Befunden noch größer. Auch MEYER (19) sah an demselben Objekte ein enges Nebeneinander der Bauchmark- und Cölomanlage, glaubt, dass beide Anlagen aber dennoch selbständig sind und nur nahe an einander gerückt erscheinen. Das wäre ja dann nur ein Wortstreit, wenn nicht gegen die KLEINENBERG'sche Anschauung entschieden der Umstand spräche, dass wir es in unserem Falle durchaus nicht mit einer Muskelplatte, sondern mit echtem Cölom zu thun haben, aus welchem sich nicht nur Muskeln, sondern auch ein Theil der Nephridien, Chloragogenzellen und vielleicht auch gar Geschlechtszellen entwickeln. Ein solches Organ aber hätte ja auch nach der Neuromuskeltheorie nichts Besonderes mit der Nervenanlage zu thun.

Gehen wir zu einer ausführlicheren Beschreibung des ganzen Herganges über. Das Cölom bildet sich durch Immigration von Ektodermzellen, und zwar beginnt diese Immigration immer am hintersten auswachsenden Körperende, ventral, gleich vor den Aftercirren und zu beiden Seiten vom Bauchmarke. Karyokinetische Figuren sind häufig. Diese Zellen erfüllen den ganzen Raum zwischen der hinteren Körperwand, den Seitenwänden des Körpers und stoßen nach vorn an die Wände des vor ihnen liegenden Cöloms. Beim weiteren Wachsthum des Körpers wachsen einige Ektodermzellen hinter dem neugebildeten Cölom aus und bilden den mesenchymalen Theil des Dissepimentes, hinter welchem eine neue Immigration vor sich geht — eine neue Cölomanlage etc. (Fig. 13). Dass die Mesenchymelemente der Dissepimente, wie es schon MICHEL angab, vom Ektoderm abstammen, lässt sich leicht ersehen (Fig. 14 *md*). Das Wachsthum geschieht so schnell, dass sich die Zellen der mehr nach vorn liegenden Cölomsäcke noch nicht vollständig geordnet haben, wenn das neue Cölom sich hinten anlegt; auch hat die Immigration noch nicht aufgehört und das Ektoderm sich noch nicht vom Cölomepithel gesondert (Fig. 13 *cöl. I*—*cöl. IV*). So sehen wir oft vier bis fünf Paar Cölomsäcke hinter einander noch in der Bildung begriffen. Dieser Vorgang weist darauf hin, dass die Cölomanlagen, ob wir in ihnen frühere Gonaden oder Exkretionsorgane erblicken, jedenfalls in verschiedenen Körpergegenden eine unabhängig von der andern auftreten. So fasst es auch ED. MEYER vom Standpunkte seiner Theorie auf (p. 319). Die Entwicklung des Cöloms aus zwei Mesoblasten — der embryonale Hergang — ist gewiss eine cänogenetische Erscheinung, eben so wie jede teloblastische Entwicklung. Ursprünglich entstanden natürlich Nerven, Muskeln und wahrscheinlich auch Cölom an der ganzen Körperoberfläche. Nehmen wir diese, von MEYER letzthin ausgesprochene Ansicht an, so kommen wir zu dem Schlusse, dass die Entwicklung durch Regeneration in diesem Falle einen ursprünglicheren Charakter sich aufbewahrt hat. Vielleicht sind regenerative Processe noch reich an solchen angenehmen Überraschungen, an solchen alterthümlichen Hergängen, und bewahren uns Manches, was im embryonalen Geschehen längst verwischt ist.

Das Faktum, dass das Cölom bei Regeneration aus dem Ektoderm seinen Ursprung nimmt und weder aus dem alten Mesoderm, noch aus dem Entoderm, ist zwar nicht überraschend, immerhin aber in der Hinsicht wichtig, als man oft und andauernd eine überlebte Theorie widerlegen muss, um sie endgültig todt zu machen.

Dass das Cölom sich nicht aus dem schon vorhandenen Mesoderm anlegt, ist in Verbindung mit dem von ED. MEYER und gleich unten von mir beobachteten Faktum der vielfachen Herkunft des Mesoderms ein Beweis mehr, dass das Mesoderm überhaupt kein Keimblatt ist. Mit Recht ging EMERY (4) a priori von der Ansicht aus, dass die neuen Keimblätter aus den alten stammen müssen; ist dieses nicht der Fall, wie oben beschrieben, so haben wir es eben mit keinem Keimblatte zu thun.

Die Beobachtung, dass das Cölom bei Regeneration auf das Ektoderm zurückzuführen ist, stimmt mit den von Kleinenberg (16), Salensky (27), Bergh (1), Vejdovský (29) in der embryonalen Entwicklung angegebenen Herkunft überein. Entsteht ja auch das Cölom der Mollusken nicht aus Darmdivertikeln, sondern in Form von Urmesodermzellen oder sogar, wie nach Meisenheimer bei Limax, aus dem Ektoderm. Die hauptsächlich aus theoretischen Gründen behauptete entodermale Herkunft des Cöloms, welche von Repiachoff (23), Goette (7), Roule (26), Hatschek (11) u. A. verfochten wurde, hat auch unabhängig von den eben geschilderten Befunden, schon Dank der Kritik Ed. Meyer's, alle Wahrscheinlichkeit eingebüßt. Andererseits aber ist der regenerative Vorgang schwer mit der Ansicht Meyer's in Einklang zu bringen, dass die Mesoblasten — Blastomeren sind und auf keines der Keimblätter zurückgeführt werden können.

Wenn die Cölome auswachsen und sich ausweiten, treffen sie ventral zusammen und bilden das ventrale Mesenterium. Dorsal reichen die Cölomsäcke meist nicht über das Niveau des Darmes hinaus. Die ganze Rückenseite ist dann von primärem Muskelgewebe eingenommen, von welchem wir weiter unten sprechen werden. Hinter einander sind die Cölomsäcke durch die mesenchymatösen Theile der Dissepimente geschieden, die, wie erwähnt, durch hineinwachsende Ektodermzellen, also primäres Mesoderm im Sinne Meyer's, entstanden sind (Fig. 14).

Die ersten Bildungen, die wir an dem auswachsenden Cölom erkennen, sind die Längsmuskeln — die einzigen Muskeln, welche aus dem Cölom selbst entstehen. Auch darin sehen wir eine schöne Übereinstimmung mit den Angaben Meyer's über Lopadorhynchus. Auch dort, in der embryonalen Entwicklung, wird die Längsmuskulatur aus dem Cölom gebildet. Wir sehen einzelne Cölomzellen der Somatopleura sich aus dem Verbande lösen und nach außen vorrücken. Diese Zellen sondern von einer Seite die kontraktile Substanz aus (Figg. 15 u. 16). Ob jede Zelle eine Muskelfaser ergiebt, wie Häcker (12) und Meyer angeben und es auch wahrscheinlicher ist, oder ob eine ganze Reihe Myoblasten sich zusammenthun, um eine Faser zu bilden [Hatschek (10), Fraipont (5)], konnte ich nicht bestimmen. Nach Häcker und Meyer aber scheiden die Muskelzellen nicht aus dem Epithelverbande aus, was übrigens auch nur zum Theil vor sich zu gehen scheint, da auch die Cölomzellen direkt Muskelsubstanz bilden, wie auf Fig. 16 zu sehen ist.

Später erst treten in der Cölomhöhle auch die Nephridien und die Chloragogenzellen auf, deren Bildung ich nicht ausführlich verfolgt habe.

Geschlechtszellen bilden sich, so weit ich es bei vielen vollständig ausgewachsenen Thieren untersuchen konnte, deren übrig gebliebener Theil Geschlechtszellen in Masse aufwies, in den regenerirten Theilen nicht. Dasselbe beobachtete auch Hepke. Dieses scheint mir auch in vieler Hinsicht sehr wahrscheinlich. Alles Mesoderm können wir zwar auf Ekto- oder Entoderm zurückführen, nicht aber die Geschlechtszellen, diese sind Primitivzellen und von keinem Keimblatte abhängig, an dasselbe nur äußerlich gebunden. Sie können desswegen auch nie aus einem der beiden Keimblätter regenerirt werden.

Primäres Mesoderm.

Noch 1894 behauptet Hatschek, dass »das Mesenchym genetisch mit den Cölomsäcken verknüpft sei und dass das Mesoderm (im Sinne der älteren Terminologie) eine genetisch einheitliche Anlage sei, welche sich in mesepitheliale und mesenchymatöse Bildungen gliedere«. Das Mesenchym entsteht nach ihm durch Auswanderung von Mesodermzellen aus dem ersten Cölompaare. Ohne weiter auf die vielen embryologischen Arbeiten einzugehen, welche bald seine Ansicht unterstützten, bald andere Quellen für das Mesenchym auffanden, verweise ich nur auf die gewissenhafte und zielbewusste Arbeit Meyer's, welcher überzeugend genug nachwies, dass wir bei den Anneliden zweierlei Mesoderm haben: das primäre Mesoderm (primäres Mesenchym), welches aus ektodermalen Neuromuskelanlagen entsteht, und das Cölothel oder sekundäre Mesoderm.

Diese doppelte Herkunft des Mesoderms, welche in der embryonalen Entwicklung zu beweisen so viel Mühe kostete, tritt klar und unzweifelhaft bei der Regeneration zu Tage. Auch hier sehen wir die vollständige Tauglichkeit von Untersuchungen über Regeneration für phylogenetische Zwecke.

Das primäre Mesoderm, welches in der Larve aus dem Ektoderm entsteht, hat auch bei der Regeneration denselben Ursprung. Es bildet alle Muskeln, außer der beschriebenen Längsmuskulatur, und das wenige Bindegewebe, welches wir bei Anneliden vorfinden.

Zum Theil entsteht dieses Mesoderm direkt ohne Neuromuskelanlage durch Einwandern oder Eindringen von Ektodermzellen. So die Muskeln der schon oben beschriebenen Dissepimente. Sie drängen sich ventral seitwärts zwischen die Cölomsäcke (Fig. 14), wie es schon MICHEL sah, und bedingen, wie oben bei Beschreibung des Cöloms erwähnt wurde, die Segmentirung desselben.

Alles übrige primäre Mesoderm entsteht aus Neuromuskelanlagen, in so weit wenigstens, als wir die Ringmuskulatur des Darmes ignoriren wollen. Die Herkunft derselben ist ganz dunkel. Wenn MICHEL behauptet, sie entstehe aus dem Entoderm, so weiß er diese Behauptung durch nichts zu stützen. Mit der Splanchnopleura der Cölomsäcke scheint diese Muskulatur auch nirgends in Verbindung zu stehen; aber sie direkt mit dem übrigen primären Mesoderm aus theoretischen Gründen in einen Haufen zu werfen, haben wir noch kein Recht.

Als Neuromuskelanlagen haben wir vor Allem die Seitencirren anzusehen, welche dorsal und ventral vom Borstensacke auftreten (Fig. 17), ehe noch die Anlage der Parapodien zu sehen ist. Die dorsalen Seitencirren scheinen keine so wichtige Nebenrolle zu spielen, wie die ventralen. Die letzteren bilden aus ihren mittleren Theilen die Nervensubstanz, welche direkt in die Seitennerven des Bauchmarkes übergehen (Fig. 17 *vc*). Die weiter nach innen liegenden Zellen dieser Neuromuskelanlage wandern weiter ein und bilden die Quermuskeln, welche sich vom Bauchmark bis zu den Parapodien hinziehen (Fig. 18). Jede Zelle ergiebt hier eine besondere Muskelfaser. Vergleichen wir unsere eben citirten Zeichnungen und Befunde mit den Befunden MEYER's und seiner Fig. 116, so sehen wir, dass auch hier der regenerative Vorgang mit dem embryonalen übereinstimmt.

Eine den Seitencirren homologe Neuromuskelanlage bilden die Analcirren. Ihr Charakter und ihr Bau ist bei erwachsenen Formen den Seitencirren ganz ähnlich; ihre Bildung aber, wenigstens bei der Regeneration, und ihre Rolle als Neuromuskelanlagen ist von den letzteren verschieden. Die Analcirren bilden sich sehr früh, ihre Bildung beginnt sogar früher als die Bildung irgend eines anderen Organs. Auch in der embryonalen Entwicklung treten sie ja sehr frühzeitig auf. Das Erste, was wir an der Stelle der zukünftigen Analcirren beobachten, ist häufige Theilung des am Körperende gelegenen Ektoderms und theilweise Einwanderung desselben (Fig. 19). Die nach innen einwandernden Zellen strecken sich und werden zu Muskelzellen (Fig. 19). Die Bildung geht hier noch der Bildung des Nerven voraus. Erst später bilden sich zwei Kegel aus jungen, ganz gleichen Ektodermzellen, welche sich darauf zum Theil in Stützzellen, zum Theil in Nervenzellen umwandeln, die sich direkt, wie auch bei den ventralen Seitencirren, in das Bauchmark fortsetzen.

Die Bildung von Muskelzellen hört auf diesem Stadium schon auf. Die aus diesen Neuromuskelanlagen hervorgegangenen Muskelzellen bilden die dorsale Muskulatur (außer den dorsalen Längsmuskeln), welche, ehe noch das Cölom dorsal zusammenstößt, die ganze Rückenseite erfüllt. In wie weit es sonst an der Bildung der Blutgefäße oder vielleicht auch an der Bildung der Ringmuskulatur des Darmes Theil nimmt, ist zweifelhaft. — Die Analcirren selbst entstehen sehr früh und wachsen zu beträchtlicher Länge aus, ehe noch die homologen Seitenorgane sich entwickelt haben (Fig. 1, 2).

Borstensäcke, Parapodien.

Es entsteht jedem Cölomsacke entsprechend ein Borstensack als ektodermale Einstülpung oder Einwucherung (Fig. 17, 18). Wie aus ihm oder unabhängig von ihm der zweite Borstensack sich entwickelt, konnte ich nicht zu Gesicht bekommen. Eine Invaginationsrinne, wie sie KLEINENBERG bei der Bildung des Borstensackes beschreibt, konnte ich nicht sehen. Ventral und dorsal vom Borstensacke liegen die Cirren (Neuromuskelanlagen). Der Borstensack treibt, in den Körper hineinwachsend, das Cölomepithel vor sich hin, scheint es aber nirgends zu durchbrechen, wie es KLEINENBERG beschreibt. Wenn ein Durchbruch der Somatopleura vor sich geht, so geschieht es durch die ventralen Neuromuskelanlagen, welche die Quermuskulatur liefern (Fig. 18).

Borstensäcke und Seitencirren entstehen, wie ich und viele Andere vor mir sahen, getrennt. Erst nachdem sie angelegt sind und sich bedeutend entwickelt haben, erhebt sich das Ektoderm in ihrer Nähe zur Bildung der Parapodien (Fig. 20). Mit Recht sieht KLEINENBERG in ihnen sekundäre Gebilde zusammengesetzter Natur; die Elemente der Parapodien (Borstensäcke und Seitencirren) sind von ihnen unabhängig entstehende Gebilde. Die dorsalen und ventralen Parapodien entstehen aus gemeinsamer Anlage, wie bei allen Errantia im Gegensatz zu den getrennt von einander sich anlegenden dorsalen und ventralen Parapodien der Sedentaria.

Aus allen geschilderten Processen ersehen wir, dass fast alle Organe im regenerirenden Theile der Polychäten neu angelegt und gebildet werden. Und zwar wird das Mesoderm vom Ektoderm her neu regenerirt. Entoderm und Ektoderm halten ihren Charakter als typische Keimblätter fest, nur das Mesoderm büßt seine Bedeutung als ein solches ein. Vor Allem ist es das Ektoderm, welches hier als Keimblatt par excellence auftritt. Und zwar sind es die ventralen Ektodermzellen, welche hier als Regenerationszellen fungiren. Wenn wir in Betracht ziehen, dass das Ektoderm der Bauchseite bei den Polychäten überhaupt keine eng specialisirte Aufgabe hat, und keine Schutzorgane, Borsten oder sonstige Gebilde trägt, welche mit einem Absterben der Zellen verbunden sind, so wird es uns sehr begreiflich, dass gerade hier die Zellen liegen, welche für eine etwaige Regeneration ihre Fähigkeit beibehalten. Ohne mich für WEISMANN oder O. HERTWIG auszusprechen, will ich nur konstatiren, dass die Regenerationszellen auf der Bauchseite der Anneliden in Bänder gruppirt erscheinen (Fig. 21). Wirklich regeneriren die mittleren Zellen die Neuroglia, seitwärts von ihnen liegen die Regenerationszellen des Bauchmarkes, des Cöloms, der Seitencirren und der Borstensäcke. Auf Fig. 21 habe ich diese Zellengruppirung dargestellt. So wären doch in jedem Segmente, gesondert von den entsprechenden Organen, Zellen vorhanden, welchen die etwaige Regeneration dieser Organe obliegt.

In der Anordnung dieser Regenerationszellen sowohl, als auch in allen regeneratorischen Processen sehen wir eine ziemlich vollkommene principielle Übereinstimmung mit der embryonalen Entwicklung; freilich nicht wenn wir die Keimblättertheorie als das grundlegende Princip aller Morphologie hinstellen wollen. Wenn es daher für v. BOCK »den Eindruck erweckt, als ob der Organismus bei der regenerativen Neubildung in der Wahl des hierzu erforderlichen Materials die größte Freiheit genießt und es eben daher bezieht, wo das aus physiologischen oder rein mechanischen Gründen am geeignetsten erscheint«, so ist dieser Eindruck wohl kaum ein richtiger und enthält in sich eine Entwerthung aller Arbeiten über Regeneration.

Mir scheint es vollkommen möglich und angebracht, aus den, bei ungeschlechtlicher Vermehrung beobachteten, Vorgängen Rückschlüsse auf die Phylogenese zu ziehen. Auch der Grundsatz SEMPER's, mit welchem er als Erster an die Untersuchung innerer Vorgänge bei der Regeneration von Anneliden herantrat, scheint mir nicht widerlegt, so viel man an ihm auch gerüttelt hat. Er sagt: »Ich ging von der Hypothese aus, welche Grundlage unserer modernen morphologischen Untersuchungen ist: dass kein Glied eines Thierkörpers auf zweierlei typisch verschiedene Weisen innerhalb homologer Gruppen entstehen könne«. Aller Streit natürlich geht um das Wort typisch. Jedenfalls aber scheint mir das Gebiet der Regeneration kein solches zu sein, wo Alles vor sich gehen kann und gelegentlich auch »Wunder« geschehen.

St. Petersburg, 15. Mai 1899.

Litteratur.

1. R. S. Bergh, Über die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der Clepsinen und der Kieferegel. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.
2. M. v. Bock, Über die Knospung von Chaetogaster diaphanus. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXI. 1897.
3. C. Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes bei Lumbriculus variegatus. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
4. C. Emery, La régénération des segments postérieurs du corps chez quelques Annélides Polychètes. Arch. ital. Biol. Tome VII. 1886.
5. J. Fraipont, Le genre Polygordius. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monographie. XIV. 1888.
6. B. Friedländer, Über die Regeneration herausgeschnittener Theile des Centralnervensystems von Regenwürmern. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895.
7. A. Goette, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. 1882.
8. H. Haase, Über Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum Lam. mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und Nervensystems. Diese Zeitschr. Bd. LXV. 2. Heft. 1898.
9. B. Haller, Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arbeiten aus dem zool. Institut der Univ. Wien. Bd. VIII. 1889.
10. B. Hatschek, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. I. 1878.
11. B. Hatschek, Über den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. Verh. der Deutsch. zool. Ges. Bd. III. 1894.
12. V. Häcker, Die spätere Entwicklung der Polynoë-Larve. Zool. Jahrb. Morph. Abth. Bd. VIII. 1895.
13. P. Hepke, Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der Naiden. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1897.
14. K. Hescheler, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. II. Histo- u. organogenetische Unters. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXI. 1898.
15. J. v. Kennel, Über Ctenodrilus pardalis. Arbeiten Zool. Inst. Würzburg. Bd. III. 1876/1877.
16. N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
17. E. Korschelt, Über Regenerations- u. Transplantationsversuche an Lumbriciden. Verh. der Deutschen Zool. Gesellsch. Bd. VIII. 1898.

18. N. Makarow, Zur Frage über die Bildung neuer Segmente bei Oligochäten. (Russisch.) in: Zool. Anz. 18. Jahrg. p. 195—196.

19. Ed. Meyer, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. (Russisch.) Arbeiten der Naturf. Gesellsch. bei der kais. Kasanschen Universität. Bd. XXXI. 4. Heft. 1897.

20. Aug. Michel, Recherches sur la régénération chez les Annélides. Thèse. Lille 1898.

21. G. Pruvot, Sur la régénération des parties amputées comparée à la stolonisation normale chez les Syllidés. Assoc. franç. Avanc. Sc. 1890.

22. Harriett Randolph, The regeneration of the tail in Lumbriculus. Journ. of Morphol. Vol. VII. 1892.

23. Repiachoff, Zur Entwicklungsgeschichte des Polygordius flavocapitatus und Saccocirrus papillocercus. Zool. Anz. IV. 1881.

24. Rohde, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten. Schneider, Zool. Beiträge. Bd. II. 1890.

25. H. Rievel, Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.

26. L. Roule, Sur la formation des feuillets blastodermiques chez une annélide polychète (Dasychone lucullana). Compt. Rend. Tome CV.

27. W. Salensky, Études sur le développement des annélides. II. Conclusions et réflexions. Arch. d. Biol. Tome VI. 1887.

28. C. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Die Knospung der Naiden. Arbeiten Zool. Inst. Würzburg. Bd. III. 1876 bis 1877.

29. F. Vejdovský, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—1892.

30. Fr. v. Wagner, Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Centralbl. Bd. XIII. 1893.

31. Fr. v. Wagner, Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus. Zool. Anz. 1897.

32. E. Wawrzik, Über das Stützgewebe des Nervensystems der Chätopoden. Bd. III. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

a, Anus;
a.c, Analcirren;
b.m, Bauchmark;
b.s, Borstensack;
coel, Cölom;
coel.ep, Cölomepithel;
d.e, Dorsalcirren;
d.l.m, dorsale Längsmuskeln;
ect, Ektoderm;
en, Entoderm;
g, Ganglienzellen;
m.d, Mesenchym der Dissepimente;
n, Bauchmark;
n.v.r, Neuroglia;
par, Parapodien;
qu.m, Quermuskeln;
s.n, Seitennerv;
v.c, Ventralcirren;
v.l.m, ventrale Längsmuskeln.

Tafel XXXVI und XXXVII.

Fig. 1. Regenerirter Theil einer Harmothoë.

Fig. 2. Dasselbe.

Fig. 3. Verschmelzung des Mitteldarmes mit dem Körperepithel (Harmothoë).

Fig. 4. Frontalschnitt durch ein regenerirendes Hinterende einer Sabellide.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch ein vollständig regenerirtes Hinterende einer Nephthys.

Fig. 6. Frontalschnitt durch regenerirendes Bauchmark (Harmothoë).

Fig. 7. Dasselbe.

Fig. 8. Regenerirendes Bauchmark (Harmothoë).

Fig. 9. Querschnitt durch regenerirendes Bauchmark. Querkommissur (Harmothoë).

Fig. 10. Dasselbe. Längskommissur.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch regenerirendes Bauchmark (Harmothoë). Der Schnitt ist etwas schräg geführt, so dass man an einer Stelle die neue Neuroglia, an anderen die neuen Ganglienzellen sieht.

Fig. 12. Neu sich bildendes Cölomepithel. Querschnitt durch das regenerirende Hinterende einer Harmothoë.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch regenerirende Cölomsäcke einer Harmothoë (etwas schräg geführt).

Fig. 14. Neu sich bildende Cölomsäcke mit zwischen denselben eindringendem primärem Mesoderm (Harmothoë).

Fig. 15. Bildung der dorsalen Längsmuskeln (Querschnitt durch Harmothoë).

Fig. 16. Bildung ventraler Längsmuskeln (Querschnitt durch Harmothoë).

Fig. 17. Anlage der Borstensäcke und Cirren (Querschnitt durch Harmothoë).

Fig. 18. Anlage der Ventralcirren und Bildung der Quermuskeln (Querschnitt durch Harmothoë).

Fig. 19. Anlage der Analcirren (Sagittalschnitt durch Harmothoë).

Fig. 20. Bildung der Parapodien (Querschnitt durch Harmothoë).

Fig. 21. Schema der Lagerung von Regenerationszellen an der Bauchseite eines Polychäten.

Zur Embryologie von Salpa maxima africana.

Von

Alexis Korotneff
(Villafranca).

Mit Tafel XXXVIII—XL.

Diese meine Untersuchungen sind nach ihren Ergebnissen eine Vervollständigung der vor ein paar Jahren publicirten Arbeiten über Salpa runcinata-fusiformis; in den Hauptzügen erscheint die Entwicklung dieser zwei Formen ziemlich gleichartig, das Material aber, das ich über Salpa maxima besaß, erlaubte mir meine Aufmerksamkeit mehr den ersten Erscheinungen der Entwicklung zu widmen, was ich ohne eigene Schuld bei der Salpa fusiformis vernachlässigte.

Professor TODARO[1] hat die erwähnten Erscheinungen ziemlich vollständig, was die Bildung der Polzellen, sowohl als auch die Befruchtung anbetrifft, beschrieben, aber schon theoretisch sind einige von seinen Ergebnissen kaum anzunehmen; bei der Befruchtung nimmt er zum Beispiel an, dass der männliche Kern in viele Fragmente zerfällt, die sich dem weiblichen anschmiegen und mit ihm endlich zusammenfließen. Ich selbst habe nur die Bildung der Polzellen beobachtet, die Befruchtung aber fortgelassen, da diese bei der Salpa maxima mit Sicherheit kaum zu untersuchen ist. Ein günstiges Material in dieser Hinsicht wäre die Salpa pinnata, bei der die Embryonen der Kolonie nicht wie gewöhnlich dieselbe Entwicklungsstufe besitzen, oder sehr verschieden nach der Größe sind (wie bei der Salpa zonaria), sondern sich successive nach einander folgen und eine ununterbrochene Entwicklungsserie bilden.

In toto, wie es überhaupt für alle Salpen der Fall erscheint, ist kaum viel zu sehen, da die Follikelwand eine Schicht von dicht gedrängten Cylinderzellen bildet und desswegen wird man gezwungen, von Anfang an sich an die Schnitte zu wenden. Die ersten Erscheinungen, die ich traf, sind von zwei successiven Schnitten (Fig. 1 *a* und 1 *b*) abgebildet; wir finden hier nämlich, wie überall, einen gestielten Follikel, der vom Ei nicht gänzlich ausgefüllt wird und einen beträchtlichen freien Raum enthält. Im Ei, das einen klumpigen Körper darstellt, ist ein ovales, glattes Keimbläschen vorhanden (Fig. 1 *a*). Der nächste Schnitt durch denselben Follikel lässt uns an der Seite des Eies einen anderen Körper annähernd derselben Größe, oder sogar etwas größer sehen, in welchem auch ein Kern zu treffen ist; dieser Kern ist aber erstens wandständig und zweitens hat er ein geschrumpftes Aussehen, sein Inhalt ist grobkörnig und besitzt keinen Chromatinfilz, wie im ersten Falle; anders gesagt, dieser zweite Kern ist ohne Zweifel einem Reduktionsprocess unterworfen. Ich will gleich vorweg sagen, dass es sich hier um einen Polkörper handelt, der fast eben so groß, wie das Ei selbst ist. Das Ei wird hier also in zwei ungefähr gleiche Hälften getheilt und die eine Hälfte wird bald reducirt. Die erwähnten Verhältnisse sind möglicherweise noch klarer aus der Fig. 2 zu ersehen. In einem verlängerten Follikel, der auch nicht gänzlich ausgefüllt ist, befinden sich zwei Zellen, die bedeutend verschieden aussehen. Die eine Zelle besitzt einen rundlichen Kern und ein feinkörniges Plasma, die andere aber einen blasig aufgetriebenen und unregelmäßigen Kern, der wasserhell aussieht; ihr Plasma ist auch hell und feinkörnig. Die erste Zelle ist unbestreitbar eine wahre Eizelle, die andere, die, wie gesagt, einer Reduktion unterworfen, ist ein Polkörper. Die Eizelle scheint hier noch unbefruchtet zu sein, und in dem Lumen des Follikels fand ich einen Körper, den ich für ein Spermatozoid ansehe. Fast dieselben Verhältnisse konnte ich ein anderes Mal an einem anderen Follikel in toto finden (Fig. 3). Der plasmatische Körper, der sich im Follikel befindet, besitzt ein großes, ziemlich regelmäßiges Keimbläschen, in dem ein stark entwickeltes Chromatinnetz vorhanden ist und zu gleicher Zeit zwei helle bläschenförmige ungleich große Flecke. Eine Trennungslinie, die den erwähnten Körper in einzelne Zellen zerlegen könnte, ist hier nicht zu treffen. Das Keimbläschen gehört gewiss einer Eizelle, die hellen Flecken sind den Polzellen eigen und befinden sich, wie es scheint, in einem regressiven Zustande. Es ist noch zu erwähnen, dass in demselben Follikel, oder genauer, in seinem frei gebliebenen Raume sich eine Anzahl von Spermatozoen befindet. Eine etwas weiter vorgeschrittene Erscheinung ist an der

---

[1] TODARO, Studii ulteriori sulla sviluppo delle Salpe. Reale Accademia dei Lincei. Anno 1884—1885.

Fig. 4 zu sehen; es ist hier nämlich eine große Eizelle vorhanden, von der sich zwei grobkörnige Zellen abgetrennt haben und in die Follikelwand wie eingedrungen sind. In der Eizelle selbst befindet sich ein mächtiges Keimbläschen und hinter ihm ein ausgezogener Kern. Sind es nicht, wie TODARO meint, der männliche und weibliche Kern, die im Begriff sind, sich zu vereinigen?

Meines Wissens besitzen wir hier das einzige Beispiel einer außerordentlichen Entwicklung einer Polzelle, welche möglicherweise auf die primitiven Verhältnisse hinweist. Die schon früher von BOVERI geäußerte Meinung bekommt hierdurch eine vollständige Unterstützung: die Polzelle ist einer Eizelle gleich und nur ihre ferneren Schicksale deuten darauf hin, dass man es hier mit einer abortiven Eizelle zu thun hat.

Das nächste Stadium, das ich fand, besaß zwei gleich große Blastomeren (Fig. 4), die ungefähr nur die Hälfte des Follikellumens einnahmen und zwei Spindeln behielten, die eine verschiedene Richtung hatten. Demnächst werden wir uns überzeugen, dass aus dem Ei zwei Arten von Blastomeren entstehen und desswegen frägt es sich, ob die verschiedene Spindelrichtung nicht auf eine verschiedene, weitere Produktion der ersten zwei Blastomeren hinweist?

Wenn wir uns zum nächsten von mir beobachteten Stadium wenden, so treffen wir hier eine mit Spindel versehene Blastomere (Fig. 6) und eine andere, die in weiterer Theilung begriffen ist; die letztere besitzt einen Kern und eine neue Spindel. Ich zweifle nicht: dass die Blastomere *I* große und die Blastomere *II* in weiterer Theilung kleine producirt.

Weiter haben wir im Follikel schon vier Blastomeren (Fig. 7), zwei große und zwei kleine und zufälligerweise zwei kleine Polzellen; die Vertheilung der Blastomeren scheint sehr regelmäßig zu sein. Ein in einer etwas anderen Richtung zersetzter Eifollikel weist auf ähnliche Verhältnisse (Fig. 8); es kommen hier zwei große und zwei kleine Blastomeren vor und zu gleicher Zeit treffen wir bei den Follikelzellen eine Neigung sich zu vermehren und Einwüchse ins Innere des Follikels zu bilden. Schon von jetzt ab ist die Zahl der Blastomeren nicht mehr mit genügender Sicherheit festzustellen, da die kleinen Blastomeren sich sehr rasch vermehren; jedenfalls bleiben die zwei großen Blastomeren der Fig. 8 erhalten und es sind gerade die zwei kleineren, die sich fortwährend theilen. Als Resultat bekommen wir eine Disposition von Blastomeren, die an der Fig. 9 zu sehen ist: die zwei großen, von welchen nur eine (*I*) getroffen ist, liegen wie in einem Becher, der von den kleineren gebildet wird. Außerdem ist die ganze Blastomerenmasse von den Follikelzellen umgeben in der Weise, dass der leere Raum des Follikels ganz abgetrennt wird. Sehr lehrreich erscheinen die drei auf einander folgenden Schnitte der Fig. 10 (*a*, *b* und *c*). Die Abbildung *a* stellt uns nämlich eine große Blastomere vor, die mit kleineren umgeben ist, die Abbildung *b* die nächste große, die in derselben Weise umgeben ist, und endlich auf der Abbildung *c* sind die kleinen Blastomeren nur angedeutet und unter ihnen befinden sich zwei, die sich wesentlich in ihrem Aussehen von den übrigen unterscheiden; sie sehen wie homogen aus und besitzen einen sich besonders stark färbenden Kern. Diese Zellen äußern eine bedeutende Neigung sich zu vermehren. Das weitere Schicksal dieser Elemente ist nicht besonders schwer zu verfolgen: es sind Keimzellen, die zur Entstehung der Geschlechtsprodukte dienen. Die Follikelzellen dieser Schnitte vermehren sich bedeutend und streben schon zwischen die Blastomeren hineinzudringen und sie von einander zu trennen; das Follikellumen ist gerade jetzt am höchsten entwickelt und bildet einen Raum, in den das segmentirte Ei knospenartig hineinragt. Fast dasselbe Stadium ist an der Fig. 11 angegeben: die kleineren Blastomeren sind fortwährend in Theilung begriffen; unter ihnen fällt eine Zelle besonders auf (*kmz*), die, wie gesagt, ein Keimelement vorstellt. Eine bedeutend mehr entwickelte Stufe besitzt man in der Fig. 12. Die zwei abgebildeten großen Blastomeren haben sich ganz merklich in zwei getheilt und vier große Blastomeren gebildet (*Ia* und *Ib*); die Theilung der kleineren äußert sich besonders in dem Vorhandensein der Größe nach sehr verschiedener Zellen. Zu dieser Zeit wächst der Embryo ganz bedeutend und verdrängt die Follikularhöhle, welche sich verengt, in der Weise, dass sie am Schnitte in zwei getheilt erscheint, was in der That nicht vorhanden ist, da die beiden Lumen in einander übergehen.

Die nächste Entwicklungsstufe (Fig. 13) zeichnet sich aus durch die Entstehung von besonderen Dotterbildungen, die als Klumpen in den großen Blastomeren vorkommen (*dt*). Ich habe mich entgegen den Beobachtungen von BROOKS und HEIDER schon mehrere Male in dem Sinne geäußert, dass diese Dotterablagerungen keine von den Blastomeren verzehrte Follikelzelleu seien. Vor ein paar Jahren hat sich M. METCALF[1], auf seine Untersuchungen der Salpa hexagona gestützt, wieder in dem Sinne von HEIDER ausgesprochen. Als besten Beweis seiner Meinung giebt er eine Abbildung eines Blastomerenschnittes, in den Dotterablagerungen eingeschlossen sind, der äußerlich von eigentlichen Follikularkernen umgeben ist. Ich muss gestehen, dass ich die erwähnte Abbildung, mag sie vollständig naturgetreu sein, gar nicht beweisend finde, da ich zwischen den zwei erwähnten Körpern (Dotter und Follikelkerne) gar keinen Übergang sehe; dass die Form dieser Bildungen übereinstimmt, scheint mir nicht sehr beweisend zu sein; ich möchte noch hinzufügen, dass bei der Salpa maxima die Dotterklumpen bedeutend größer sind, als die Follikelkerne. Desswegen behaupte ich ganz positiv nochmals, dass die Follikelzellen nie von den Blastomeren verzehrt werden und dass die Dotterablagerungen nichts weiter als Verdichtungen des Blastomerenplasmas sind.

---

[1] M. METCALF, The Follicle cells in Salpa. Zool. Anz. Bd. XX. p. 210—217.

Außer der Dotterentstehung finden wir in diesem Stadium eine ziemlich regelmäßige Anordnung der verschiedenen Blastomeren: die großen nämlich bilden ein Oval, in dessen Centrum und zu gleicher Zeit etwas seitlich von ihnen kleinere liegen und eine ziemlich zusammengedrängte Gruppe bilden.

Die weitere Entwicklung des Embryos verläuft in der Weise, dass der Embryo (durch den der Schnitt etwas seitlich geführt ist) das Follikellumen gänzlich ausfüllt und, so zu sagen, nur einen Spalt übrig lässt (Fig. 14 *spt*). An diesem Schnitte finden wir, dass die großen Blastomeren sich in reger Theilung befinden und karyokinetische Figuren besitzen. Die Follikelwand hat sich unter dem Embryo in zwei Zapfen ausgezogen; diese Zapfen bilden bald unter dem Embryo einen Körper, der unter dem Namen »Blutknospe« bekannt ist[1]. Gerade jetzt kommt eine neue Erscheinung zum Vorschein: die Ektodermschicht, die den Embryo umgiebt, bildet Falten, die sich mehr und mehr krümmen und sich, über den Embryo erhebend, denselben mit einem Amnion zu umgeben streben; dieses, wenn man so sagen darf, Streben ist am besten in der Fig. 15 wahrzunehmen. Von diesem Stadium ab sehen wir erstens, dass die Dotterablagerungen bald absorbirt werden und zweitens, dass der Unterschied zwischen den großen und kleinen Blastomeren verschwindet. An dem Schnitte bleibt die Anordnung der Blastomeren sehr regelmäßig, wird aber durch eine bedeutende Anzahl von Follikelzellen geschieden. Nach der Disposition der sich in der Fig. 15 befindlichen Blastomeren und nach dem Vergleich mit der Salpa fusiformis und punctata kann man voraus sagen, welches die Rolle ist, die diese Blastomeren übernehmen werden: die unteren sind nämlich Kiemen-, die mittleren Cloacal- und endlich die oberen Ektodermblastomeren. An der Seite befindet sich eine Anhäufung von kleinen Zellen (Blastocyten — direkte Abkömmlinge der Blastomeren), die als Keimzellen anzusehen sind. Die Keimzellen sind auch leicht an dem nächsten Schnitte zu erkennen (Fig. 16); sie erscheinen hier als besondere helle Zellen mit einem großen und grobkörnigen Kern; der ganze Haufen ist von einer besonderen aus Follikelzellen bestehenden Zellschicht eingeschlossen. Etwas höher trifft man auch Abkömmlinge der Blastomeren, die ich für Neurocyten (*nbc*) halte.

---

[1] Es dünkt mich, dass es richtiger wäre die erwähnte Bildung mit dem Namen »basale Knospe« zu bezeichnen, da der frühere Name »Blutknospe« eine falsche Deutung zulässt.

Zu dieser Zeit treten im Embryo besondere Höhlen auf: zuerst entsteht die Cloacalhöhle (Fig. 17, im Centrum der Bildung *cl*). In meiner Arbeit über die Entwicklung der Salpa runcinata — fusiformis habe ich erwähnt, dass die Beschreibung von Heider, nach dem die Entstehung dieser Höhle als eine sich einsenkende Einstülpung anzusehen ist, kaum richtig erscheint und dabei habe ich die Frage aufgestellt, ob dieser Gegenstand nicht so anzusehen wäre, dass, nachdem die Follikelzellen sich reihenartig angeordnet haben, eine Spalte erscheint, die sich nach allen Seiten ausbreitet und die angegebene Höhle zur Entstehung bringt. Bei der Salpa maxima hat sich die von mir geäußerte Vermuthung vollständig bewahrheitet; als bester Beweis kann die Fig. 17 dienen: wir haben hier ein Lumen, das sich direkt in einer Follikelzellenmasse gebildet hat und dessen selbständige Entstehung (nicht als Einstülpung, sondern Auseinanderweichen der Elemente) sich in dem äußert, dass gerade in der Mitte des Lumens die gegenüberstehenden Elemente sich noch nicht getrennt haben; demungeachtet haben sich die Zellen, die dieses Lumen austapeziren, palissadenartig geordnet und etwas weiter nach unten an einander gereiht und den künftig entstehenden Kanal markirt. Die spätere Amnionhöhle (*ah*) ist schon als Spalte vorhanden. Die zur Seite des Cloacallumens vorkommenden Zellen besitzen ein besonderes Aussehen und bilden zwei Polster, die sich der Amnionfalte dicht anlegen, ohne aber sogleich in direkte Verwachsung mit ihr zu treten, wie es zum Beispiel bei Salpa punctata der Fall ist. Unter den Blastocyten, welche in die Follikularzellenmasse eingebettet sind, haben die Kiemenblastocyten eine ganz bestimmte Lagerung (*kbc*). Außerdem kommt im Schnitte ein Ektodermblastocyt vor und unter dem rechten Polster ein anderer, dessen Bedeutung ich mit Sicherheit nicht bestimmen kann. Im Allgemeinen muss man sagen, dass die Zahl der Blastocyten im Embryo noch ziemlich gering ist, da sie sich noch wenig vermehrt haben. Es wäre noch zu erwähnen, dass die Amnionfalten noch nicht zusammengetroffen sind und den Scheitel des Embryos, wo sich das künftige Ektoderm anlegt, noch frei lassen.

Ein Vergleich der Fig. 17 mit der nächsten lässt keinen Zweifel über die Bedeutung der einzelnen Theile der letzteren; wir treffen zunächst eine geräumige Höhle (Fig. 18 *ah*), die aus Verbindung der Amnionhöhle mit der Cloacalhöhle entstanden ist; anders gesagt, man kann es als eine einzige geräumige Höhle ansehen, in die von beiden Seiten ein Zapfen hineinragt, der im Inneren einen Kiemenblastocyten enthält. Dieser Zapfen erscheint in dem Stadium Fig. 18 als eine einfache Falte, die vermittels eines Kanals in der Richtung des Polsters (*pl*) sich hinzieht. Innerhalb der provisorischen Ektodermschicht sind verschiedene Ektodermocyten, aus denen das definitive und eigentliche Ektoderm gebildet wird, eingeschlossen. In dieser Entwicklungsstufe sind die Amnionfalten schon in Berührung mit einander. Die Polster scheinen hier mit der inneren Schicht der Amnionfalte zusammenzuwachsen. Ein Schnitt aus einem etwas früheren Stadium (Fig. 19) stellt eine Anhäufung von Neurocyten (*n.bc*) dar, die einen Hügel bilden, der in der Nähe der Ektodermocyten sich befindet.

In dieser Weise ist der Übergang zum Schnitte Fig. 20 schon leicht verständlich; im Großen und Ganzen unterscheidet er sich von den früheren nicht sehr bedeutend, obwohl die Entwicklung schon vorgeschritten ist. Als das prägnanteste Merkmal erscheint dabei das Aussehen des Amnions; wir finden nämlich, dass die beiden Falten zusammengetroffen sind und einen Kamm bilden, der eine starke Entwicklung erfährt. Die inneren Veränderungen beziehen sich auf das fortwährende Wachsthum der Kiemenzapfen, die sich fast berühren und im Inneren schon getheilte Blastocyten einschließen. Das obere Dach der künftigen Cloacalhöhle schließt besondere Blastocyten ein, die zum Aufbauen der Cloacalwand dienen werden; andere Arten von Blastocyten kommen an diesem Schnitte nicht vor. Am Scheitel der Bildung, gerade unter dem Amnionkamme, befindet sich eine Vertiefung, in der eine Anzahl von freien Zellen (wahrscheinlich der Mutter entstammende Blutzellen) sich befinden. Weiter sehen wir, dass die Polster nicht mehr eine verhältnismäßig kompakte Masse bilden, sondern sich schichtenartig ausbreiten. Aus der Thatsache, dass am letzten Schnitt, sowohl als an vielen anderen, keine Verbindung der inneren Falte des Amnions mit den Zellen des Polsters vorkommt, obschon diese doch existirt, wie es die Fig. 25 wieder andeutet, muss man schließen, dass diese Verbindung nicht rund herum, sondern nur an bestimmten Punkten vorhanden ist.

Diesem Stadium gehört die Anlage der Basalplatte an, der HEIDER, seiner Zeit, eine besondere Bedeutung zuschrieb, indem er dachte, dass die Abschließung des Ektoderms von unten ihr gehöre. Für die Salpa fusiformis habe ich gezeigt, dass eine solche Anschauung ganz unbegründet ist, und dass die Basalplatte eine aus Follikelzellen bestehende, ganz provisorische Bildung ist, welcher keine embryogenetische Wichtigkeit zugeschrieben sein kann. Bei der Salpa maxima treffen wir nochmals eine Bestätigung dieser von mir ausgesprochenen Meinung. In diesem Falle finden wir, dass eine einschichtige Zellmembran, welche die Amnionhöhle von der Placenta abschließt, in ihrer Mitte die Basal-(Blut-)knospe trägt; die Zellen des oberen Theiles dieser Basalknospe, welche in die Amnionhöhle hineinragen, bilden also ein Polster (Fig. 20 und 22), das sich allmählich vergrößert und die erwähnte Basalplatte bildet. Von einer Betheiligung dieser Platte an der Ausbildung des Ektoderms wird schon desswegen keine Rede sein, da in ihr die Blastomeren absolut nicht vorkommen.

Die bis jetzt beschriebenen Erscheinungen sind von den früheren Forschern (TODARO, BARROIS und SALENSKY) ganz verschieden aufgefasst worden, aber die Zusammenstellung und Deutung der Angaben können kaum zur Lösung unserer Aufgaben dienen, und nur aus diesem Grunde darauf verzichtend, bemerke ich über die späteren Schriften von SALENSKY, dass der principielle Unterschied unserer Untersuchung hinsichtlich der Salpa maxima der frühere bleibt: nämlich SALENSKY leugnet die plastische Rolle der Blastomeren und bringt die Kalymmocyten in den Vordergrund, ich aber mache das Entgegengesetzte und schreibe den Blastomeren den ganzen konstruirenden Process im Embryo zu. So steht es mit den ersten Erscheinungen im Salpenei; was aber die Organogenie betrifft, so bieten uns die Untersuchungen von SALENSKY für die Salpa maxima weniger als für die übrigen Salpen, da seine Schnitte bei diesem Objekte nicht eine genügend genaue und günstige Richtung gehabt haben und nur von seinen Figg. 11 und 12 (Taf. XVII), wo die Kiemenentstehung abgebildet ist, kann man sagen, dass diese einer günstigen Schnittrichtung entsprechen.

Bezüglich der Kiemenentstehung habe ich nicht viel Neues zu sagen, was den Erscheinungen bei Salpa fusiformis nicht Strich für Strich entspräche, kurz und gut, die Kiemenzapfen wuchern gegen einander (Fig. 20), um endlich zusammenzuwachsen (Fig. 21) und eine Scheidewand zu bilden (wie bei Salpa fusiformis ist diese Scheidewand auch unvollständig, da zu beiden Seiten große Öffnungen vorhanden bleiben). Jedenfalls trennt diese Scheidewand den Cloacalraum von der Amnionhöhle[1].

Die Cloacalwand entsteht bei der Salpa maxima etwas verschieden von dem, wie wir diesen Process bei der Salpa fusiformis beschrieben haben. In beiden Fällen ist aber der Anfang derselbe und äußert sich in der Entstehung des Lumens, aber später fanden wir, dass die Cloacalblastocyten (Fig. 23) bei der Salpa maxima einer intensiven Theilung unterworfen sind, die zur Entstehung von besonderen, so zu sagen Knospen führt, die aus angehäuften Histogenen bestehen und ins Innere des Cloacallumens hineinragen.

An der Abbildung Fig. 20 und 21 haben wir es mit zwei neuen Bildungen, im Vergleiche zu den anderen Salpen, zu thun, die aber wegen ihrer Zusammensetzung aus Kalymmocyten keine besondere embryogenetische Bedeutung haben und nur als provisorische Bildungen anzusehen sind, dem ungeachtet aber nicht ohne Wichtigkeit in der Ökonomie des entstehenden Organismus erscheinen. Ich meine hier erstens zwei Falten der Membran, welche die äußere Begrenzung der Placentalhöhle bilden (Fig. 21, 22 und 25 *ft*). Anfänglich sind diese Falten ihrer ganzen Länge nach aus gleichförmigen Cylinderzellen gebildet, später aber wachsen und entwickeln sich diese Zellen ganz bedeutend und bilden endlich einen Fußboden, auf dem der Embryo mit der Placenta ruht. Diese flügelförmigen Erweiterungen halten die Amnionhüllen wie gespannt und in einem bestimmten Abstande von dem Embryo selbst.

Zweitens bemerken wir dem Anheftungspunkte gegenüber und ins Innere der Amnionhöhle hineinragend zwei Auswüchse (*pr.w*), die rund herum gehen und, so zu sagen, Schritt für Schritt eine Scheidewand bilden, welche die Amnionhöhle in zwei Abtheilungen (obere und untere) trennt und die im Centrum eine bedeutende, aber immer mehr sich verengernde Offnung besitzt. Diese Scheidewand, die nur der Salpa maxima eigen zu sein scheint, wird zu gleicher Zeit immer dicker und legt sich auf die unten entstehende Basalplatte; in dieser Weise wird das Lumen der Placentalhöhle mehr und mehr ausgefüllt, bis endlich die ganze Placenta (Fig. 25 *Pl*) einen soliden Körper darstellt.

---

[1] SALENSKY hat ganz richtig die Entstehung der Kiemen beschrieben, indem er sagt: »Die Kieme entsteht durch die Vereinigung der beiden ursprünglichen Kiemeneinstülpungen, welche sich in der Mitte berühren und verwachsen.«

Die weitere Ausbildung der Kiemen ist sehr dem ähnlich was wir, wie gesagt, bei der Salpa fusiformis getroffen haben: in der Dicke der Blastocyten der künftigen Kieme kommt eine Spalte vor, die sich erweitert; in Folge dessen bekommen wir eine kanalähnliche Bildung, die im Inneren, wie gesagt, mit Blastocyten (Fig. 25 *b*, *c*) austapeziert und von außen mit in Reduktion begriffenen Kalymmocyten bekleidet ist. Dann wird der obere Theil dieser Bildung zur Kieme verwandelt, der untere aber bildet das Epithel des Pharynx, das mit dem Cloacalepithel sich vereinigt, um eine gemeinsame Epithelschicht der Kiemenhöhle entstehen zu lassen. Die Fig. 26 stellt uns die Kieme vor, wenn sie noch nicht frei geworden ist und dem Zellstrange (*zst*) angeheftet erscheint. Nach der Abtrennung zieht sie sich von den Wänden der Cloacalhöhle ab und erscheint als eine doppelschichtige Membran (Fig. 27 *K*), deren untere Zellen eigentliche Histogenen und obere Kalymmocyten sind. Mit der Reduktion der letzten krümmt sich die Histogenenschicht und bildet eine den Salpenkiemen charakteristische Röhre (siehe Salpa fusiformis).

Die Ausbildung des Ektoderms ist aus der Fig. 24 ersichtlich: zuerst kommen einige Zellen gerade dort vor, wo sich die Amnionfalten schließen, diese Zellen vermehren sich und bilden eine Anhäufung, deren Elemente sich bald ausbreiten und das provisorische Ektoderm (Fig. 25) aus einander schieben. Gerade wo das definitive Ektoderm mit dem provisorischen zusammenstößt (Fig. 25) kann eine Verbindung mit der Faltenhülle entstehen, was aber nicht an allen Punkten, wie gesagt, vorkommt (Fig. 27).

Ich habe mich in dem Sinne geäußert, dass die provisorische Scheidewand (Fig. 22 *pr.w*), die mit der Placenta zusammenfließt, obschon sie keinen Antheil an dem Aufbau des Embryos nimmt, dem ungeachtet nicht ohne Bedeutung in seiner Existenz erscheint. Schon vom Anfange an sieht man, dass die Grenzen der sie zusammensetzenden Zellen nicht besonders deutlich erscheinen, aber wenn die gegenüberstehenden Auswüchse zusammenstoßen, oder anders gesagt, wenn die Öffnung der entstandenen Scheidewand verschwindet, so bildet sich gerade in der Mitte eine Plasmamasse, ein Syncytium, das massenhaft die Kalymmocyten absorbirt; dabei kann man verschiedene Stufen dieser Absorbirung beobachten. Die Kerne verlieren ihre Form, werden unregelmäßig und sind ohne jede Ordnung im Plasma zerstreut. Ich will nicht sagen, dass alle Kalymmocyten in derselben Art und Weise vergehen, da in der Cloacal- sowohl als auch in der Pharynxhöhle eine Anzahl von desorganisirten frei gelegenen Zellen vorkommt, aber jedenfalls findet die größte Anzahl von Kalymmocyten im Syncytium ihr Ende (Fig. 24 und 25).

Schritt für Schritt habe ich die Entwicklung des Nervensystems nicht verfolgt; das späteste von mir beobachtete Stadium besitzt dasselbe in Form einer Blase (Fig. 25 *Nr*), das an der Seite der Cloacalhöhle liegt, wenn letztere mit dem Pharynx sich noch nicht vereinigt hat.

Das Herz habe ich in Form eines Bläschens getroffen, das auch dem Pharynx anliegt und mit einem Haufen von Zellen verbunden ist (Fig. 26), der die Keimanlage vorstellt.

Villafranca, im Juli 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

I, große Blastomeren;
II, kleine Blastomeren;
ah, Amnionhöhle;
Bl.s, Blutsinus;
bs.k, basale Knospe;
b.p, basale Platte;
cl, Kloake;
cl.bc, cloacale Blastocyten;
d.t, Dotterablagerungen;
ec, Ektoderm;
ft, Falte;
Hz, Herz;
K, Kieme;
k.bc, Kiemenblastocyten;
k.ep, Kiemenepithel;
km.z, Keimzellen;
Nr, Nervensystem;
n.bc, Nervenblastocyten;
Pl, Placenta;
p.ec, provisorisches Ektoderm;
ph.ep, Pharynxepithel;
pl, Polster;
pr.w, provisorische Scheidewand;
p.z, Polzellen;
sp, Spermatozoen;
spt, Spalte.

Tafel XXXVIII—XL.

Fig. 1*a*. Gestielter Follikel mit einer Eizelle.

Fig. 1*b*. Derselbe Follikel mit einer Polzelle.

Fig. 2. Follikel, in dem die Eizelle mit der Polzelle getroffen ist.

Fig. 3. Follikel in toto.

Fig. 4. Follikel mit Eizelle und Polzellen; zur Seite der Follikelstiel durchschnitten.

Fig. 5. Zwei Blastomeren mit verschieden gerichteten Spindeln.

Fig. 6. Zwei in Theilung begriffene Blastomeren.

Fig. 7. Im Follikel sind vier Blastomeren eingeschlossen: zwei große und zwei kleine und zwei Polzellen.

Fig. 8. Dasselbe Stadium; die Follikelzellen fangen an hineinzuwachsen.

Fig. 9. Die kleinen Blastomeren vermehren sich.

Fig. 10*a*. Große und kleine Blastomeren.

Fig. 10*b*. Der nächste Schnitt desselben Follikels.

Fig. 10*c*. Der weiter folgende Schnitt, in dem die Keimzellen erscheinen.

Fig. 11 u. 12. Successive Stadien der Theilung der Blastomeren.

Fig. 13. In den großen Blastomeren erscheinen besondere Dotterablagerungen.

Fig. 14. Das Follikellumen ist von dem Embryo ganz eingenommen. Es entsteht die Basalknospe.

Fig. 15. Blastocyten bekommen eine regelmäßige Vertheilung. Amnionfalten bilden sich aus.

Fig. 16. Embryo vor der Bildung der Höhlen.

Fig. 17. Die Höhlen (Cloacal- und Amnionhöhle) werden angelegt.

Fig. 18. Es entstehen im Embryo die Kiemenzapfen.

Fig. 19. Im Embryo sind Kiemen-, Ektoderm- und Nervenblastocyten zu unterscheiden.

Fig. 20. Die Entwicklung der Kiemen schreitet vor.

Fig. 21. Die Kiemenzapfen wachsen zusammen und es entsteht eine provisorische Scheidewand (*pr.w*).

Fig. 22. Weitere Ausbildung des Embryos.

Fig. 23. Besondere Blastocytenknospen (*b.kp*), die das Cloacalepithel ausbilden. Der Schnitt ist schräg geführt und desswegen ist nur ein Kiemenzapfen vorhanden.

Fig. 24. Weitere Ausbildung der Kiemen und Entstehung des Syncytiums (*pr.w*).

Fig. 25. Ausbildung des Nervensystems und Herzens im Embryo.

Fig. 26. Ausbildung der Kieme.

Fig. 27. Kieme in Form einer besonderen Zellplatte.

Über die kleinen Rindenzellen des Kleinhirns.

Von

Bjarne Eide
aus Christiania.

Mit 14 Figuren im Text.

Dem Geheimrath v. Kölliker in tiefer Verehrung und Dankbarkeit gewidmet.

Die Molekularlage des Kleinhirns enthält bekanntlich erstens die Korbzellen und zweitens die sogenannten »kleinen Rindenzellen«. Während die ersten sehr gut untersucht und bekannt sind, haben die letzteren sich der Golgi'schen Methode gegenüber sehr refraktär gezeigt, so dass die meisten Autoren über ihre Natur und speciell über das Verhalten der Axonen nichts zu berichten haben. Doch sind besonders in der letzten Zeit einzelne positive Beobachtungen hierüber veröffentlicht worden, aber dieselben sind noch ziemlich spärlich vorhanden und meistens mehr oder weniger unvollständig.

Die erste Beschreibung der Axonen dieser Zellen stammt schon von 1883 und wurde von Fusari[1] gegeben. Derselbe beschreibt erst die später als Korbzellenaxonen erkannten »fibre arcuate«, dann sagt er: »Doch betheiligen sich nicht alle kleinen Zellen mit ihren nervösen Fortsätzen an der Bildung der Bündel der ‚Bogenfasern', sondern der größte Theil von ihnen, ohne Ordnung in der ganzen Dicke des Stratums vertheilt, giebt einem nervösen Fortsatze den Ursprung, der, nachdem er die verschiedensten Richtungen eingenommen hat, plötzlich in eine zahlreiche Reihe von Fibrillen sich auflöst; doch kann derselbe auch seine Individualität eine Strecke lang behalten, um sich dann mehrmals in komplicirter Weise zu theilen.«

Mehrere Verfasser haben lange, oberflächliche, dünne Axonen gesehen, deren Verbindung mit den Faserkörben um die Purkinje-schen Zellen jedenfalls nicht zu beobachten war, so Ramón y Cajal (in »Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie« 1889, p. 167), aber gewöhnlich wird die Frage nach ihrer Bedeutung — ob dieselben nur auf schlecht gelungener Färbung beruhen oder wirklich selbständige Bildungen sind — entweder unentschieden gelassen oder nach der ersten Richtung hin beantwortet.

---

[1] Sull' origine delle fibre nervose nello strato molecolare delle circonvoluzioni cerebellari dell' uomo. In: Atti d. R. Accad. di scienze di Torino. Vol. XIX. Disp. 1a. (November bis December 1883.)

C. Falcone[1] beschreibt 1893 verschiedene Formen dieser Zellen, sowohl solche mit langen oberflächlichen Ausläufern, von denen er annimmt, dass sie zwischen den protoplasmatischen Fortsätzen der Purkinje'schen Zellen enden, als auch Zellen vom zweiten Typus in den tieferen Theilen der Molekularlage, die sich wie »Korbzellen mit beschränktem Ausbreitungsbezirk« verhalten sollen, und endlich Zellen, die einen Nervenfortsatz zu der Oberfläche senden, so dass hier ein Tangentialfasergeflecht gebildet werden soll.

Ernesto Lugaro[2] (1894) nimmt an, dass die von ihm beschriebenen oberflächlichen, in Transversalebenen verlaufenden Axonen sich wahrscheinlich wie die Fortsätze der Korbzellen verhalten.

Stöhr[3] (1896) spricht die Meinung aus, dass sämmtliche Zellen in der Molekularlage Korbzellen sind und v. Kölliker[4], der horizontale und direkt nach unten gehende Axonen von »kleinen Rindenzellen« beschreibt, sieht auch als wahrscheinlich an, dass dieselben in Beziehung zu den Körpern der Purkinje'schen Zellen treten.

Anfang 1897 beschreibt Ponti[5] Zellen vom zweiten Typus in der Molekularlage. Ich werde später Gelegenheit haben, diese Arbeit zu berücksichtigen.

E. Smirnow in Tomsk[6] (1897) beschreibt endlich zwei Formen von Zellen, erstens solche vom gewöhnlichen zweiten Typus und dann solche mit langen transversal gehenden Axonen, die frei in der Molekularlage enden. Auch auf diese Arbeit werde ich später zurückkommen.

---

[1] La corteccia del cerveletto. Studi d'istologia e morfologia comparate. Napoli 1893. p. 116 ff.

[2] Sulle connessioni tra gli elementi nervosi della corteccia cerebellare etc. — Rivista sperimentale di freniatria e di medicina legale. Vol. XIX. F. III —IV. 1894.

[3] Über die kleinen Rindenzellen des Kleinhirns des Menschen. Anat. Anz. XII.

[4] Verhandlungen der Schweizerischen naturforschenden Gesellschaft bei ihrer Versammlung in Zürich. August 1896.

[5] Sulla corteccia cerebellare della cavia. Monitore zoologico italiano. p. 36—40.

[6] Über eine besondere Art von Nervenzellen in der Molekularschicht des Kleinhirns bei erwachsenen Säugethieren und Menschen. Anat. Anz. Bd. XIII.

Fr. Crevatin[1] hat auch ähnliche Zellen gesehen und schlägt vor, sie die Fusari-Ponti'schen Zellen zu nennen, welchem Vorschlage ich nicht beistimmen kann, da weder Fusari noch Ponti diese Zellen in ihren Verhältnissen vollständig beschrieben haben. Ich werde sie mit dem ihnen von v. Kölliker gegebenen Namen »die kleinen Rindenzellen« benennen.

Vom Kleinhirn einer jungen Katze von circa 6 Wochen habe ich mittels der Formolchromsilber-Methode Präparate bekommen, in denen auf der einen Seite nur wenige Purkinje'sche Zellen und Korbzellen, auf der anderen aber sehr viele Körnerzellen und »kleine Rindenzellen« mit ihren Axonen gefärbt waren, und sind im Folgenden meine Erfahrungen hierüber, die im Wesentlichen mit denjenigen Smirnow's übereinstimmen, dargestellt.

Die kleinen Rindenzellen sind sehr zahlreich, ohne jedoch die Zahl der Körnerzellen zu erreichen. Sie kommen überall in der Molekularschicht vor, von den äußersten bis zu den innersten Schichten, so dass auf der einen Seite eine solche Zelle dicht unterhalb der Pia, scheinbar mehr auf als in der Kleinhirnsubstanz, liegen kann, während man auf der anderen Seite auch solche Zellen findet, die dicht auf der Lage der Purkinje'schen Zellen ihren Sitz haben. Ihre Zahl ist am größten in dem oberflächlichen Theile der Molekularlage und nimmt nach innen zu allmählich ab. Eine verschiedene Vertheilung der zwei Smirnow'schen Hauptformen habe ich hier in so fern nachweisen können, als die Zahl der Zellen mit langen transversalen Axonen nach innen zu rascher abnimmt, als die der übrigen Zellen, so dass man in der Tiefe der Molekularlage verhältnismäßig mehr Zellen vom einfachen zweiten Typus sieht, höher oben mehr Zellen mit langen Axonen.

Die Zellenkörper sind von verschiedener Größe. Die inneren sind von derselben Größe wie die Korbzellen, oder etwas kleiner; gegen die Oberfläche hin nimmt die Größe der Zellen etwas ab, so dass die hier liegenden Zellen oft kaum die Hälfte der Größe einer gewöhnlichen Korbzelle erreichen. Die Zellen sind multi-, bi- oder unipolar (die letzten Kunstprodukte durch Abschneiden der Fortsätze?). Da die Protoplasmafortsätze ziemlich schmal aus den Zellkörpern entspringen, sind diese meistens von rundlichen Linien begrenzt — kugelig, spindelförmig, oder bei unipolaren Formen keulenförmig. Nicht selten sieht man halbmond- oder helmförmige Bildungen, indem bei bipolaren Zellen die zwei Fortsätze von jedem Zellenpole nach derselben Seite abgehen.

---

[1] Über die Zellen von Fusari und Ponti in der Kleinhirnrinde von Säugethieren. Anat. Anz. Bd. XIV. 1898. p. 433—436.

Die protoplasmatischen Fortsätze springen zu ein, zwei bis fünf oder selten mehr an Zahl, wie gesagt, ziemlich schmal aus den Zellkörpern hervor. Die Ausbreitung dieser Fortsätze liegt, wie Tangential- und Longitudinalschnitte lehren, genau in den Transversalebenen der Windungen. Sie theilen sich gewöhnlich unter langsamer Abnahme der Dicke zwei bis fünf Mal oder mehr; die Theilungsäste bilden spitze Winkel mit einander und senden gewöhnlich nur wenige Seitenäste ab. Der Verlauf richtet sich nach den örtlichen Verhältnissen, so dass die Protoplasmafortsätze der oberflächlichsten Zellen wesentlich parallel mit der Oberfläche gehen, weniger häufig nach innen; die der mittleren gehen nach allen Richtungen, und endlich diejenigen der innersten Zellen treten meistens fächerförmig gegen die Oberfläche; dieser so gebildete Fächer kann oft ganz schmal sein, indem die Fortsätze beinahe einander parallel der Oberfläche zustreben. Bei den am tiefsten liegenden Zellen sieht man oft, dass Protoplasmafortsätze die PURKINJE'sche Schicht durchqueren und mehr oder weniger tief in die Körnerlage hineindringen. Die Länge dieser Fortsätze ist sehr verschieden nach der Größe der Zelle; sie kann so groß sein, dass z. B. die tiefsten Zellen ihre Fortsätze durch die ganze Molekularlage hindurch zu der Oberfläche senden, oder die Fortsätze können ähnliche Strecken parallel mit der Oberfläche durchlaufen. Die Protoplasmafortsätze werden von PONTI als sehr fein und stark varicös abgebildet, und solche Bildungen habe ich auch oft gesehen; aber nach meinem Eindrucke besonders an weniger gut gefärbten Präparaten. Wo die Zellen gut und kräftig gefärbt sind, zeigen die Fortsätze bis zu den letzten Enden eine gleichmäßig abnehmende Dicke ohne Spur von Varicositäten. Dornen oder ähnliche Bildungen, die an den Fortsätzen der PURKINJE'schen Zellen so häufig zum Vorschein kommen, sieht man hier nicht oder nur andeutungsweise.

Die Axonen entspringen entweder direkt vom Zellkörper oder von einem Protoplasmafortsatze. Von ihnen gilt dasselbe, was eben von den protoplasmatischen Fortsätzen gesagt wurde: sie können ganz glatt und eben oder in verschiedenem Grade varicös sein, ein

Umstand, auf den ich nach dem oben von den Protoplasmafortsätzen Gesagten, nur wenig Gewicht legen kann.

Bei der Beschreibung des näheren Verhältnisses der Axonen werde ich aus praktischen Rücksichten die von Smirnow aufgestellte Eintheilung in a) Zellen mit kurzen, in der nächsten Nähe sich auftheilenden Axonen, und b) Zellen mit langen transversal verlaufenden Axonen, beibehalten.

Die Zellen der ersten Kategorie, die also vom gewöhnlichen zweiten Typus sind und keine besondere Anordnung ihrer Axonen zeigen, sind nach meiner Erfahrung relativ selten, doch kommen sie in allen Lagen der Molekularschicht vor. Eben bei diesen Zellen sieht man oft, dass der Achsencylinder ganz glatt und von gleichmäßiger Dicke ist und keine Spur von Varicositäten zeigt. Die Verästelung ist, wie die Figuren zeigen, nicht besonders reichlich, kann nach der Oberfläche zu liegen oder nach innen zu, oder endlich an der Seite der Zelle, anscheinend regellos; nur für die am tiefsten liegenden dieser Zellen gilt als Regel, dass sie die Verästelung nach oben senden, und habe ich nie Äste in die Purkinje'sche Schicht oder durch dieselbe sich durchdrängen sehen. Diese Zellen gehören im Allgemeinen zu den kleineren Zellen der Molekularlage.

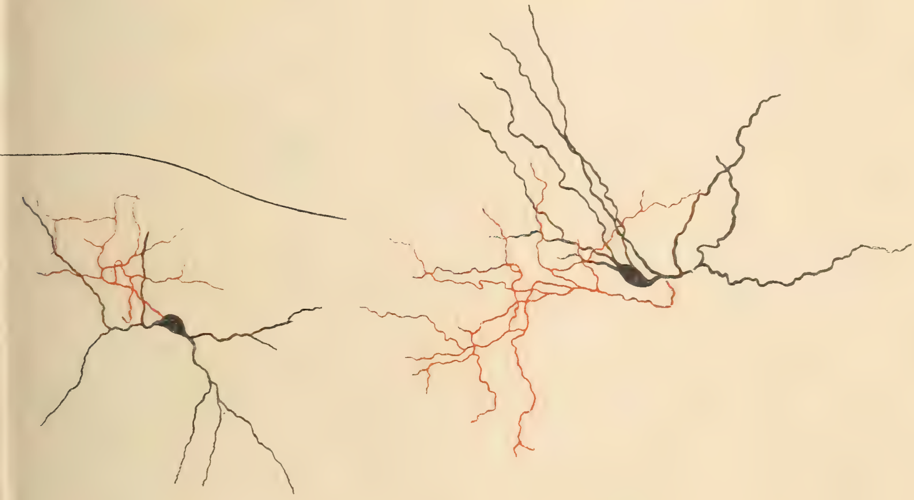


Fig. 1. Fig. 2.

Zellen vom II. Typus; die erste liegt oberflächlich und hat ihre Axonverästelung nach oben, die zweite liegt in der tiefen Hälfte der Molekularlage, und sendet ihren Axon nach unten und nach der Seite.

Die Zellen mit langen transversal verlaufenden Axonen sind die am meisten charakteristischen von den zwei Arten. Ich werde erst ihr Verhalten in großen Zügen feststellen und nachher auf Einzelheiten eingehen.

Diese Zellen kommen auch in der ganzen Dicke der Molekularlage vor, aber weitaus am zahlreichsten in der äußeren Hälfte derselben, wo ihre Eigenthümlichkeiten auch am besten sich zeigen. Sie sind viel zahlreicher als die eben besprochenen Zellen und bilden die Hauptmasse der kleinen Rindenzellen. Die Axonen entspringen vom Zellkörper oder von einem protoplasmatischen Fortsatze aus und zeigen nach kurzem Verlaufe eine »Anfangsverästelung«, indem sie nach den Seiten hin Äste treiben, die sich weiter mehr oder weniger reich theilen. Diese Anfangsverästelung muss ich als etwas für diese Zellen sehr Charakteristisches betrachten. Nachher verlaufen die Axonen in Transversalebenen der Windungen mehr oder weniger parallel mit der Oberfläche, indem sie spärliche Äste in verschiedenen Richtungen aussenden, und endigen zuletzt mit einer gewöhnlich recht spärlichen Endverästelung.

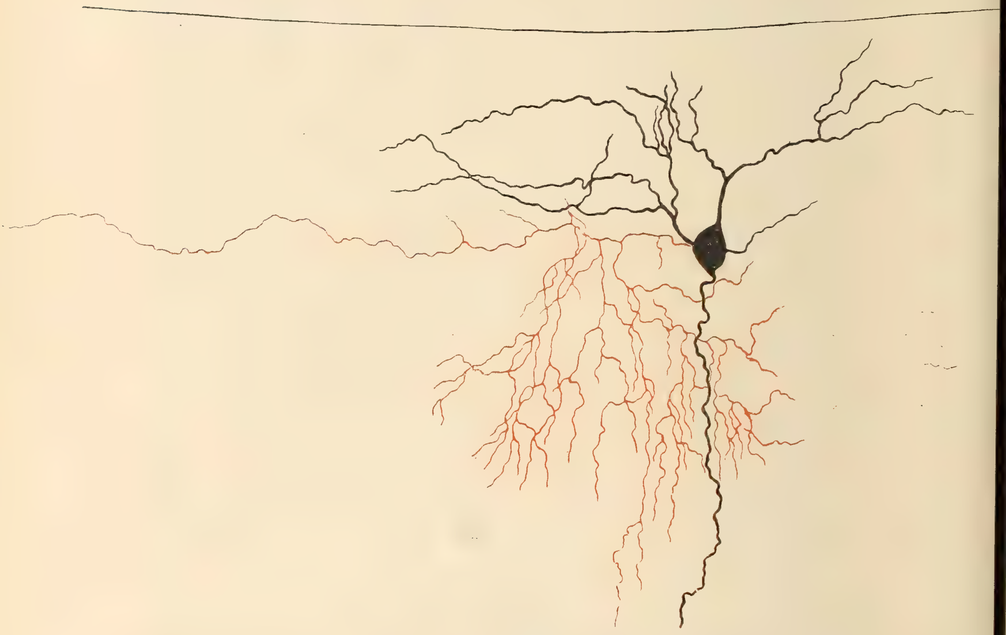


Fig. 3.

Eine Zelle mit einer sehr reichlichen, nur nach unten gehenden Anfangsverästelung und mit dem Anfangsstücke des transversalen Ausläufers.

Wenn der Axon von einem Protoplasmafortsatze entspringt, so kann dies in ziemlich großem Abstande vom Zellkörper geschehen, oft nachdem schon der betreffende Protoplasmafortsatz sich ein- oder zweimal getheilt hat. Das Anfangsstück ist in der Regel ziemlich dick und stark gefärbt, aber sehr bald wird die Färbung schlechter und der Axon dünner, so dass man ihn oft nur mit großer Mühe bis zur Anfangsverästelung verfolgen kann, von wo an er wieder dicker und deutlicher wird. Dieser Theil des Axons zeichnet sich auch durch einen konstanten Mangel an Ästen und an Varicositäten aus und eben so sind Schlängelungen, die im späteren Verlaufe des Axons gewöhnlich stark ausgesprochen sind, hier nur spärlich vorhanden. In einzelnen Fällen habe ich Axonen gesehen, die von Anfang an gleichmäßig gefärbt und von gleichmäßiger Dicke waren, und auch solche, bei denen der eben besprochene Theil schlecht gefärbt war und anscheinend sehr dünn, sich aber doch bei genauer Einstellung als von gleichmäßiger Dicke zeigte. Es wird daher vielleicht eine offene Frage sein, ob nicht das starke Dünnerwerden, das sowohl von Ponti als von Smirnow besprochen wird, doch nur auf undeutlicher schlechter Färbung beruhe. Jedenfalls wird wohl dieser Theil des Axons als derjenige angesehen werden müssen, der den bekannten zähen Widerstand gegen die Einwirkung der Reagentien setzt. Dafür

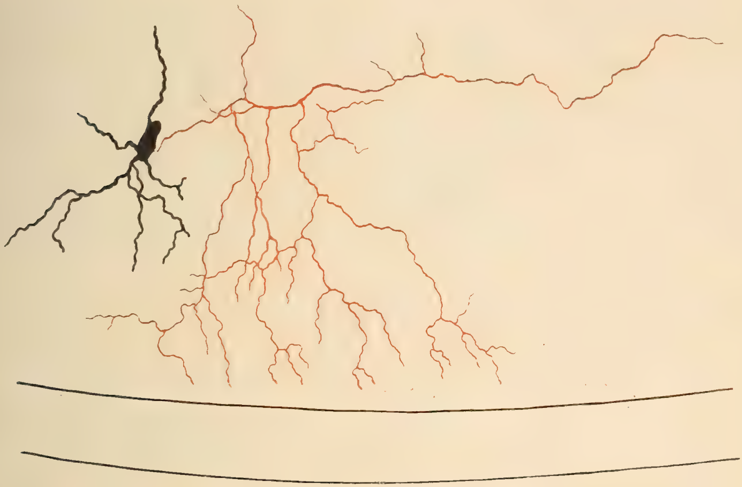


Fig. 4.

Eine Zelle von dem mittleren Theile der Molekularlage mit einer mehr spärlichen Anfangsverästelung, die deutlich den Verästelungsmodus und die Endigungen oberhalb der Purkinje'schen Schicht zeigt (letztere ist durch zwei horizontale Striche angedeutet).

spricht erstens, dass man immer, wenn dieser Theil überhaupt, wenn auch nur schlecht gefärbt worden ist, den Rest des Axons bis zu den letzten Endigungen gut gefärbt bekommt, und zweitens eben der besprochene Mangel an Varicositäten und Schlängelungen, indem diese Erscheinungen wohl alle beide als Wirkungen der Reagentien zu betrachten sind (siehe Kölliker, Gewebelehre des Menschen, II, p. 80 und 82), und drittens endlich meine oben besprochenen direkten Beobachtungen.

Von der »Anfangsverästelung« sagt Smirnow: »Gewöhnlich geht vom Neurit in der Nähe seines Ursprunges eine Collaterale, seltener zwei aus, welche sich in der Molekularlage reichlich verzweigen.« Ponti beschreibt diese Zellen

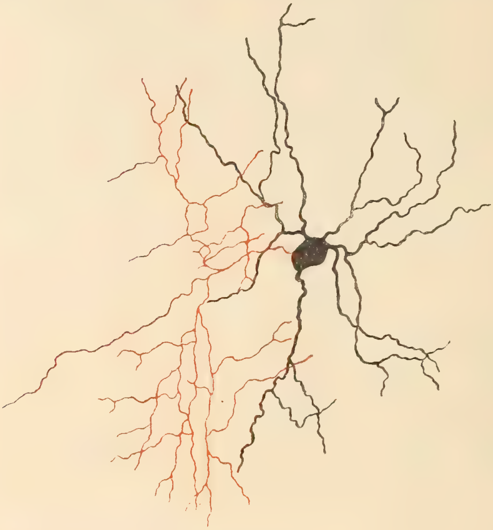


Fig. 5.
Eine Zelle von der Mitte der Molekularlage mit einer nicht reichlichen Anfangsverästelung, die nach oben und unten geht und nur von zwei Hauptästen entspringt.

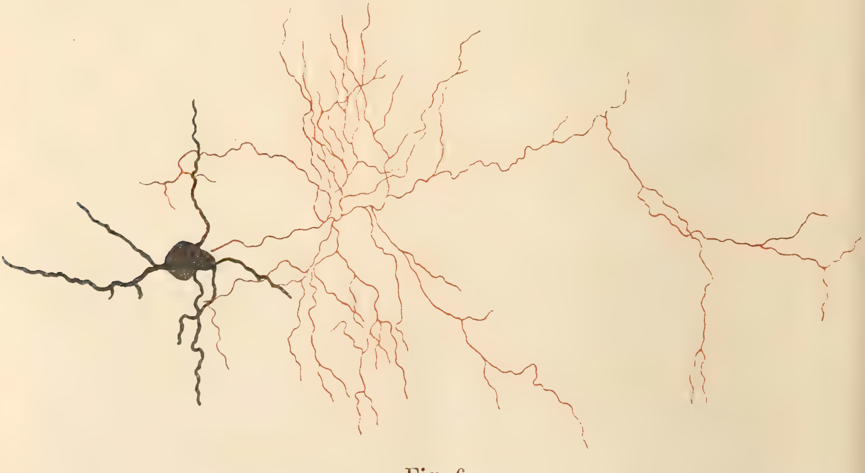


Fig. 6.
Eine mittlere Zelle mit reichlicher, nach allen Seiten hin sich ausbreitenden Anfangsverästelung.

überhaupt eigentlich nicht, doch giebt er eine gute und charakteristische Beschreibung sowohl als auch Zeichnungen von solchen Anfangsverästelungen; aber die davon weiter gehenden langen Transversalfasern hat er nicht gesehen (Op. cit. p. 39, Fig. 11 u. 13). Diese Anfangsverästelung wird dadurch gebildet, dass selten nur ein, gewöhnlich drei bis fünf oder mehr Äste unter rechten Winkeln dicht neben einander oder auf einer kleinen Strecke vertheilt vom Axon entspringen und sich weiter nach den Seiten zu mehr oder weniger reichlich verästeln. Häufig geht die Anfangsverästelung nur nach einer Richtung und dann gewöhnlich nach unten; doch sieht man auch bei tiefer liegenden Zellen, dass diese Verästelung hauptsächlich oder ausschließlich nach oben geht.

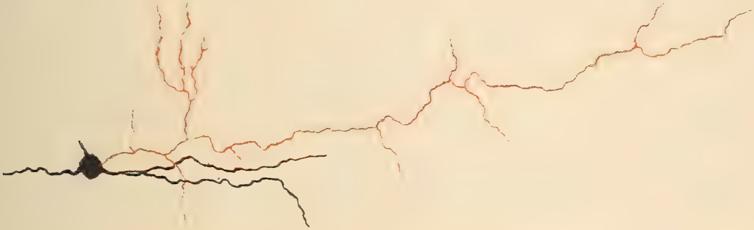


Fig. 7.
Eine Zelle mit spärlicher Anfangsverästelung von einem Tangentialschnitte.

Nicht selten sieht man die Verästelung sich sowohl nach unten als nach oben ausbreiten und Tangentialschnitte zeigen, dass die Ausbreitung auch in dieser Ebene stattfinden kann. Niemals drängen sich

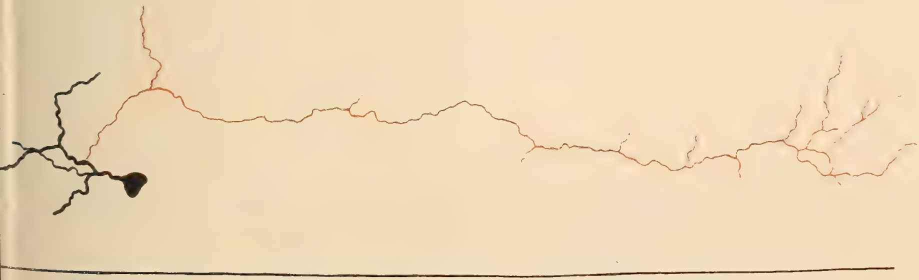


Fig. 8.
Transversalschnitt. Eine unipolare (?) Zelle, beinahe ohne Anfangsverästelung mit kurzem, sich bald in eine spärliche Endverästelung auflösenden Axon.

Ausläufer von dieser Verästelung in die Purkinje'sche Schicht hinein, und nie verhalten sich dieselben wie die korbbildenden Äste der Korbzellen. Alle enden in größerem oder kleinerem Abstande von dieser

Schicht, oft dicht darüber (Fig. 4), indem sie sich in immer feinere Äste auflösen. Nur in seltenen Fällen habe ich Zellen gesehen, die einer Anfangsverästelung ganz oder fast ganz entbehren, und glaube ich, dass es sich hier jedenfalls meistens um Kunstprodukte handelte, indem die von mir beobachteten Zellen ganz nahe an der Schnittfläche des Präparates lagen, so dass die Verästelung leicht weggeschnitten sein konnte (Fig. 7, 8, 9).

Gleich vor oder während der Anfangsverästelung wird gewöhnlich der Achsencylinder wieder gut gefärbt und, wenigstens scheinbar, dicker. Nach derselben verläuft er, oft geschlängelt und varicös auf lange Strecken hin in transversaler Richtung, indem er Anfangs etwas dicker, später gegen das Ende wieder dünner wird. Smirnow nimmt an, dass diese Zunahme an Dicke von einer sich anlagernden Markscheide verursacht wird. Ich habe jedoch an meinen Präparaten niemals etwas gesehen, was als Markscheide gedeutet werden könnte, und muss ich daher glauben, dass entweder der Achsencylinder selbst dicker wird, oder dass an dieser Stelle der färbende Niederschlag am stärksten ist. Während dieses Theiles seines Verlaufes giebt der Achsencylinder gewöhnlich nur wenige und oft gar keine Äste ab. Die Äste, die sich hier überhaupt finden, verlaufen nach allen Richtungen hin nach oben, nach unten und tangential; der letzte Fall scheint mir der häufigste zu sein. Die Äste verhalten sich verschieden: die meisten theilen sich auf in eine spärliche Verästelung, viele aber enden doch auch frei und ungetheilt; diese letzteren können oft

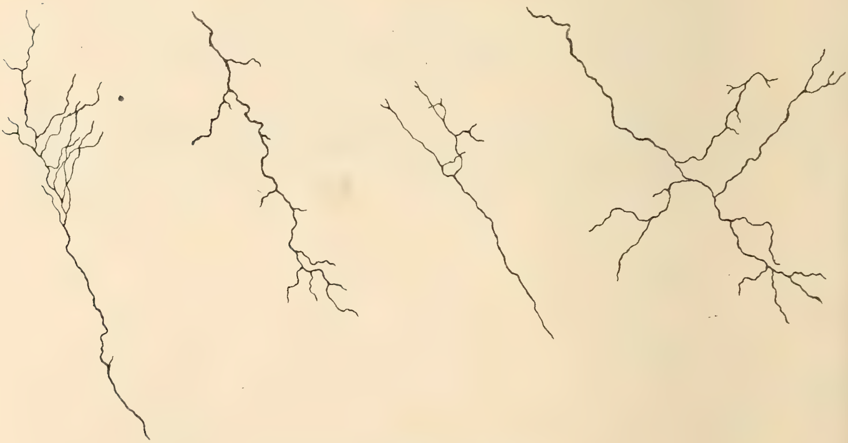


Fig. 9.
Verschiedene Formen von Endverästelungen.

einen ganz langen Verlauf haben, besonders die nach unten gehenden, aber von diesen gilt dasselbe wie auch von der Anfangsverästelung: sie erreichen nie die Lage der Purkinje'schen Zellen.

Nach einem oft sehr langen Verlaufe löst sich die Faser in eine Endverästelung auf. Dieselbe ist nicht besonders charakteristisch, es sei denn durch ihre Spärlichkeit. Oft theilt sich die Faser nur in zwei bis drei Endäste, die sich stark verdünnend und unter Abgabe von wenigen ganz feinen Seitenästen frei enden. Es kommen jedoch auch etwas reichlichere Endverästelungen vor, die mit längeren, oft unter rechten Winkeln abgehenden Seitenästen versehen sind, so dass sie den Anfangsverästelungen etwas ähnlich sehen können. Dieselben können in allen Schichten der Molekularlage liegen, sind aber am häufigsten in den oberflächlichsten Theilen derselben. Auch von ihnen gilt, dass sie keine Beziehung zu den Körpern der Purkinje-schen Zellen zeigen.

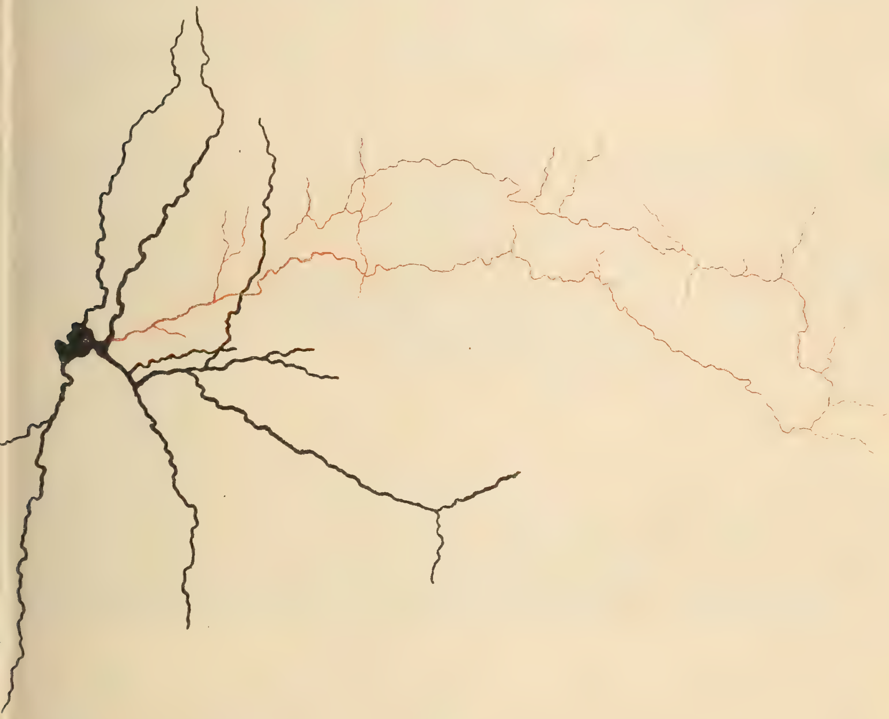


Fig. 10.

Eine Zelle mit spärlicher Anfangsverästelung und mit einem transversalen Ausläufer, der nach einer Umbiegung in der Nähe der Ursprungszelle endet.

Was den Gesammtverlauf dieser Fasern anbelangt, so ist erstens festzustellen, dass sie eine bedeutende Länge erreichen können; ich habe eine solche gemessen, die von der Ursprungszelle bis zur Endverästelung eine Ausdehnung von 832 μ hatte, und dabei fand noch die Messung in gerader Richtung statt, während die Faser einen großen Bogen über ein Windungsthal hinüber beschrieb, so dass die wahre Länge wohl auf etwa 1 mm angenommen werden kann. Oft kann man Fasern verfolgen, die etwa dieselbe Länge haben, ohne dass man den Ursprung oder das Ende derselben sehen kann, so dass ich mich wohl kaum irre, wenn ich glaube, dass die Fasern häufig eine Länge von 1 mm und darüber erreichen.

Ferner folgen die Fasern nicht immer der ursprünglichen Richtung, vielmehr können dieselben in die entgegengesetzte Richtung umbiegen, ja sogar nach einer zweiten Umbiegung die ursprüngliche Richtung wieder einnehmen, so dass je nachdem eine **S**-förmige Figur oder eine der von Stöhr beschriebenen Schlingen gebildet werden kann. Eine solche Umbiegung kann überall im Verlaufe eines Axons stattfinden, sowohl gleich nach dem Ursprunge als irgendwo im späteren Verlaufe. Außerdem beschreiben die Fasern oft größere oder kleinere Bögen, oder gehen schräg nach unten oder nach der Oberfläche zu. Auf Tangentialschnitten sieht man, dass der Achsencylinder nicht selten eine Umbiegung in der Tangentialebene macht, und also im weiteren Verlaufe nicht in derselben Transversalebene wie die Ursprungszelle liegt, wodurch erklärt wird, dass man selbst

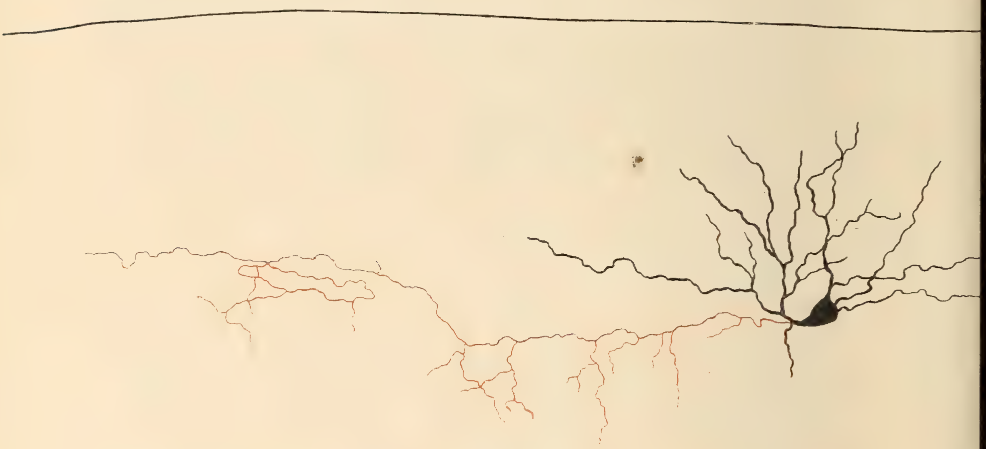


Fig. 11.

Axon mit Schlingenbildung. Anfangsverästelung hier reich, aber schwer zu verfolgen, wesshalb sie nicht in der Zeichnung ausgeführt ist.

in guten Transversalschnitten viele kurz abgeschnittene Axonen sieht.

In Betracht der Verhältnisse könnte man sich denken, dass es in der Molekularlage nur Zellen giebt, deren Axonen sich wie die letztbesprochenen, langen transversalen Fasern verhalten, und nicht Zellen vom gewöhnlichen zweiten Typus, indem ja die Anfangsverästelung die Ausbreitung einer Zelle vom gewöhnlichen zweiten Typus simuliren könnte, wenn z. B. die lange transversale Fortsetzung weggeschnitten wäre. Ich habe die Frage einer sorgfältigen Prüfung unterworfen, und bin dadurch zu dem Resultate gekommen, dass es unzweifelhaft Zellen vom gewöhnlichen zweiten Typus — also ohne jegliche besondere Anordnung der Achsencylinderverästelung giebt. Diese Zellen haben in der Regel einen kleinen Ausbreitungsbezirk und sind ganz in der Minderzahl: Von 150 nach einander untersuchten Zellen hatten 106 unzweifelhaft einen langen transversal gehenden Fortsatz, nur 8 waren sicher Zellen vom zweiten Typus. Nicht sicher bestimmbar waren 36, und von diesen gehörten wieder 22 wahrscheinlich zur ersten Form und 14 waren möglicherweise vom gewöhnlichen zweiten Typus.

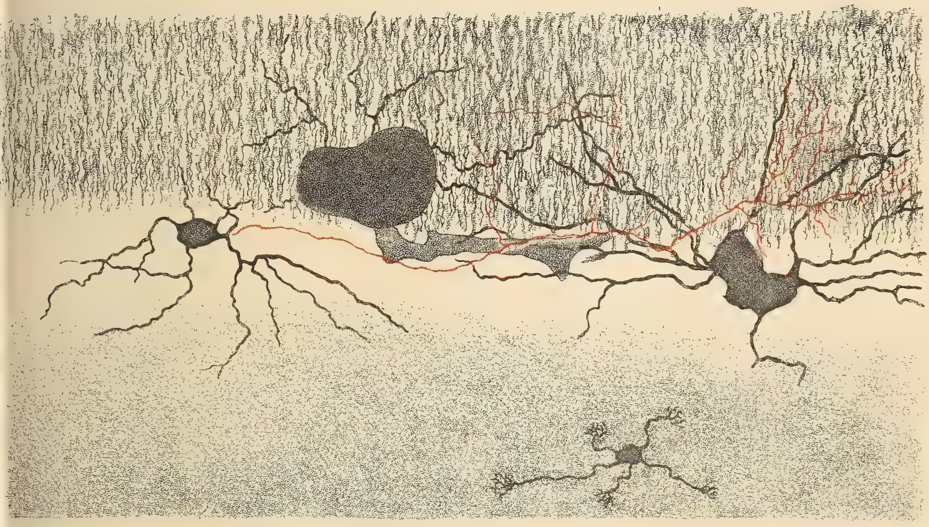


Fig. 12.

Eine Zelle, die eben auf der Purkinje'schen Schicht liegt, und die eine Zwischenstufe zwischen den zwei Smirnow'schen Hauptformen bildet. Die Äste, mit Ausnahme von einigen winzigen solchen in der Endverästelung, gehen alle nach oben. Die helle Straße bezeichnet die ganz ungefärbte Purkinje'sche Schicht. Darüber die Molekularschicht (mit einigen Verunreinigungen), darunter die Körnerschicht.

Ein Umstand, der bei dieser Scheidung Schwierigkeiten macht, ist der, dass es unzweifelhaft Zellen giebt, die Zwischenstufen zwischen den beiden Formen bilden. Solche Zellen sind schon von Ponti (l. c. p. 38—39, Fig. 3, 4 [?]) beschrieben und gezeichnet worden. Ihr Ausbreitungsbezirk ist verhältnismäßig klein und zeigt nicht die charakteristische Anfangsverästelung etc., aber die Axonen haben doch das Hauptmerkmal der Transversalfasern, indem sie aus einem transversal gehenden Hauptaxon, von dem in nicht regelmäßiger Weise eine Verästelung ausgeht, bestehen. Wenn man z. B. die Fig. 12 und 13 und mehrere der Ponti'schen Figuren betrachtet, so weiß man nicht recht, unter welcher der zwei Hauptformen man sie aufführen soll. Eine ganze zusammenhängende Reihe von solchen Zwischenstufen kann ich nicht aufstellen, und das würde wohl auch, Angesichts des großen Unterschiedes zwischen den zwei extremen Formen, mit großen Schwierigkeiten verbunden sein; ich kann nur sagen, dass diese Zwischenstufen da sind.

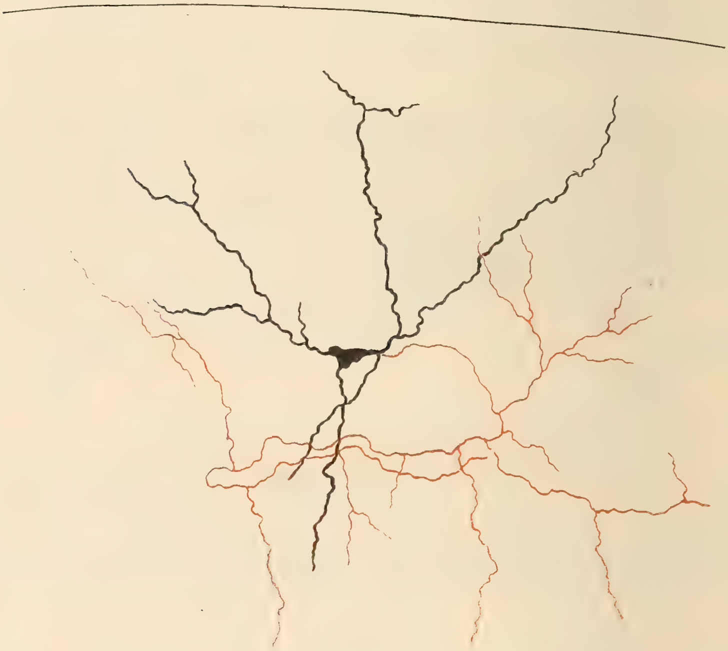


Fig. 13.

Eine Zelle mit zweimal gebogenem Axon — wahrscheinlich auch eine Übergangsform bildend.

Da von früheren Verfassern wie Ramón, Lugaro, Stöhr und Kölliker, die die oberflächlichen Axonen gesehen haben, behauptet oder als wahrscheinlich angenommen worden ist, dass die oberflächlichen transversalen Axonen doch durch absteigende Äste in Beziehung zu den Körpern der Purkinje'schen Zellen stehen, also wie die Korbzellenaxonen sich verhalten, will ich noch Folgendes bemerken:

1) Ich habe nie eine Korbzelle gesehen, deren Axon eine charakteristische »Anfangsverästelung« hatte.

2) Ich habe nie gesehen, dass ein Axon mit »Anfangsverästelung« Äste in die Purkinje'sche Schicht hinein zu den »Körben« sandte.

3) Die Zelle Fig. 12 (die freilich nur eine Zwischenstufe bildet) sendet ihre sämmtlichen Hauptäste nach oben. Nur an der Endverästelung hat sie einige kurze, winzige, nach unten gehende Ästchen.

4) Trotz der großen Leichtigkeit, mit der die absteigenden, korbbildenden Äste der Korbzellenaxonen in ihrem Verlaufe zu beobachten sind, hat meines Wissens kein Verfasser, der die oberflächlichen, dünnen, beinahe ästefreien Axonen beschrieben hat, Verbindungen dieser mit den Körben wirklich sehen können.

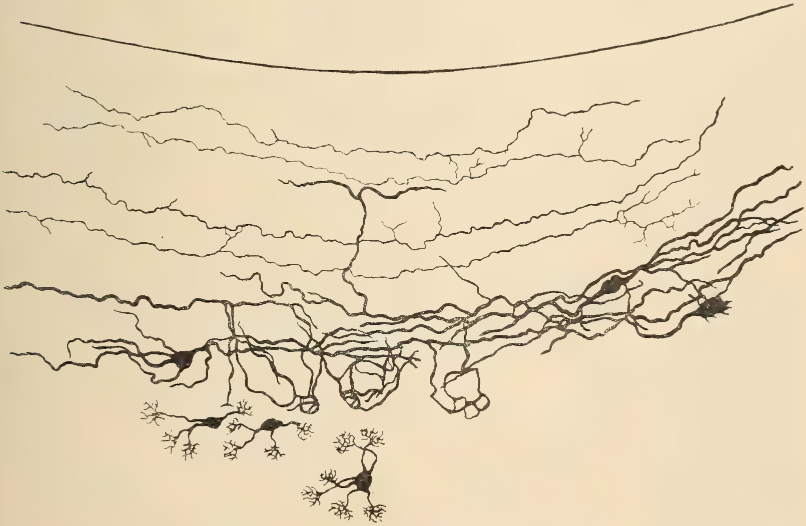


Fig. 14.

Querschnitt einer Windung mit oberflächlichen Axonen und Korbzellen mit ihren Axonen.

5) Die Achsencylinder der Korbzellen sind sehr dick, oft excessiv dick, die der kleinen Rindenzellen sind sehr dünn, ja sie gehören zum großen Theile zu den feinsten Elementen, die es überhaupt giebt. Dasselbe Verhältnis besteht auch zwischen den absteigenden Ästen der zwei Axonformen, indem die korbbildenden Äste der Korbzellen-

axonen meistens von Anfang an ganz charakteristisch sind, während die absteigenden Äste der oberflächlichen Axonen sich in keiner Beziehung von den anderen Ästen derselben unterscheiden. Aber wenn auch in den meisten Fällen dieser Unterschied sehr charakteristisch ist, so muss ich doch bemerken, dass Korbzellenaxonen (besonders oberflächlichere) so dünn, und Axonen tiefer liegender »kleiner Rindenzellen« so dick sein können, dass in solchen Fällen die Natur der Faser nicht nur auf Grund der Dicke entschieden werden kann. In Fig. 14 habe ich einen typischen Querschnitt dargestellt.

6) Die Korbzellenaxonen finden sich besonders in der unteren Hälfte der Molekularlage, die Axonen der kleinen Rindenzellen am zahlreichsten in deren äußeren Hälfte bis dicht unter der Pia, ohne jedoch eine besondere oberflächliche Lage zu bilden, wie FALCONE beobachtet haben will.

7) Die Axonen der »kleinen Rindenzellen« sind (oder werden durch die Behandlung) gewöhnlich ausgesprochen varicös, was bei denjenigen der Korbzellen nicht der Fall ist.

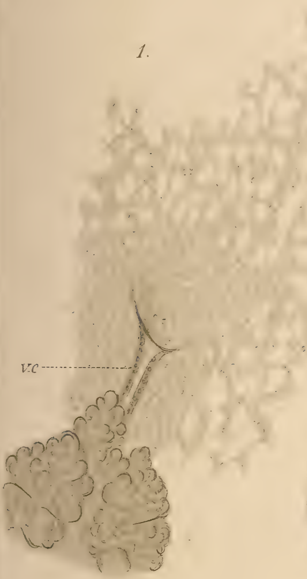
Unter den Übereinstimmungen zwischen den beiden Elementen, ist die wichtigste die, dass sie alle beide in transversalen Ebenen verlaufen, zweitens haben auch die Korbzellenaxonen die oben besprochenen Umbiegungen und Schlingenbildungen, und drittens endlich verhalten sich die aufsteigenden Äste dieser Axonen ganz wie die Äste der Axonen der kleinen Rindenzellen, indem sie in der Molekularlage frei enden.

Ich möchte also meinen Befund dahin resumiren, dass es in der Molekularlage des Kleinhirns der Katze außer den Korbzellen noch andere Zellen giebt, nämlich: 1) Zellen mit bis etwa 1 mm langen, transversalen Axonen mit einer besonderen, oben besprochenen Anordnung, 2) Zellen vom gewöhnlichen zweiten Typus, 3) Zwischenstufen zwischen diesen beiden Zellenformen.

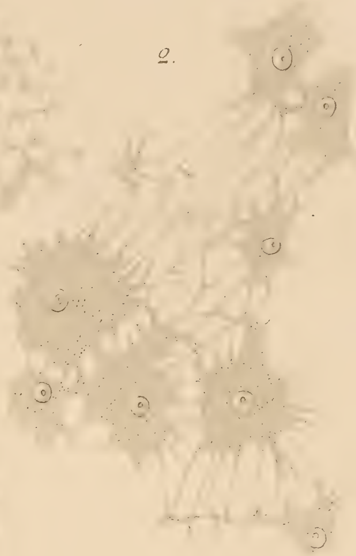
Würzburg, im August 1899.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

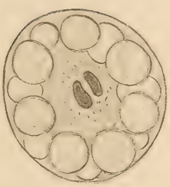
1.



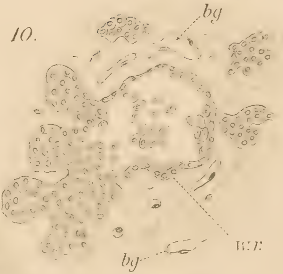
2.



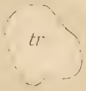
8.

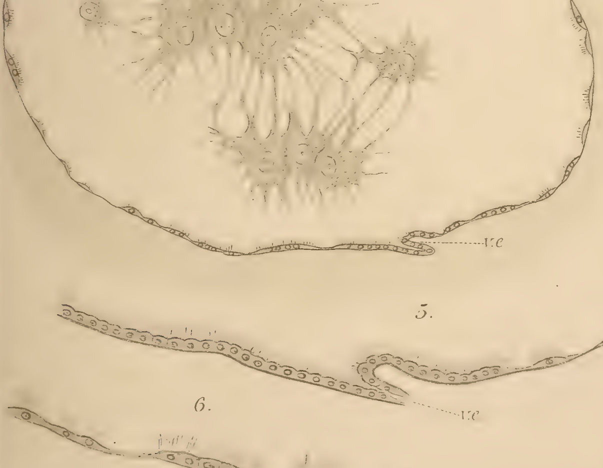


10.

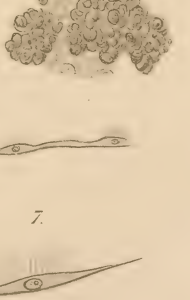


4.





9.



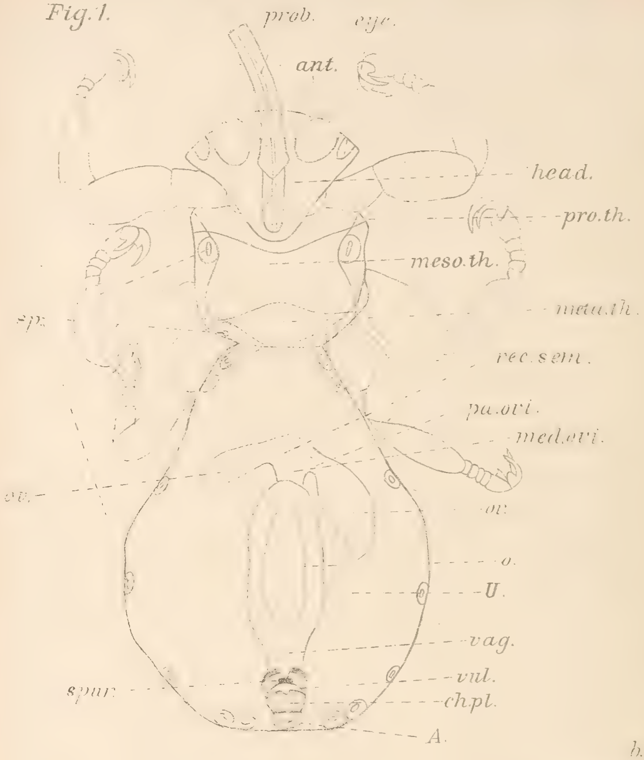
5.

6.

7.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Fig. 1.


prob.
eye.
ant.
head.
pro.th.
meso.th.
meta.th.
sp.
rec.sem.
pa.ovi.
med.ovi.
ov.
ov.
o.
U.
vag.
vul.
ch.pl.
spur.
A.

b.w.
a.R.
l.mus
a.R.

Fig. 2.

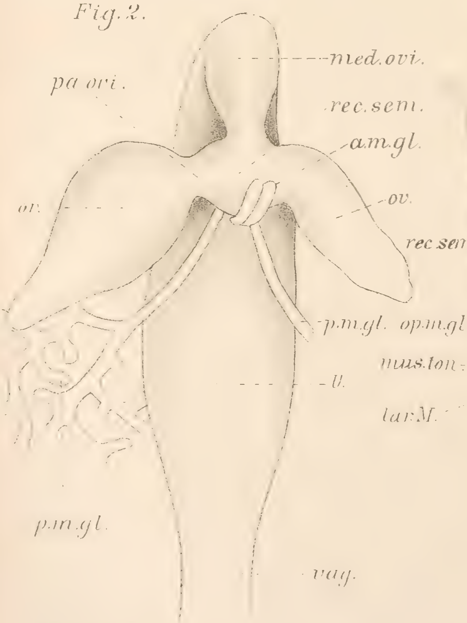
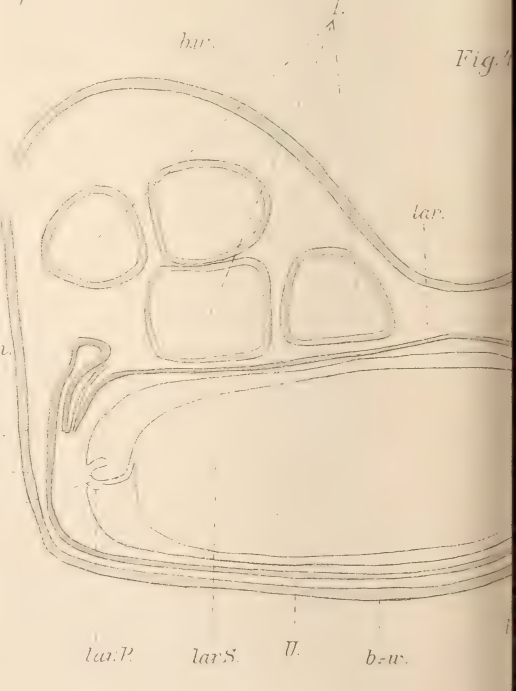

med.ovi.
pa ovi.
rec.sem.
a.m.gl.
ov.
ov.
rec.sem.
p.m.gl.
op.m.gl.
U.
p.m.gl.
vag.

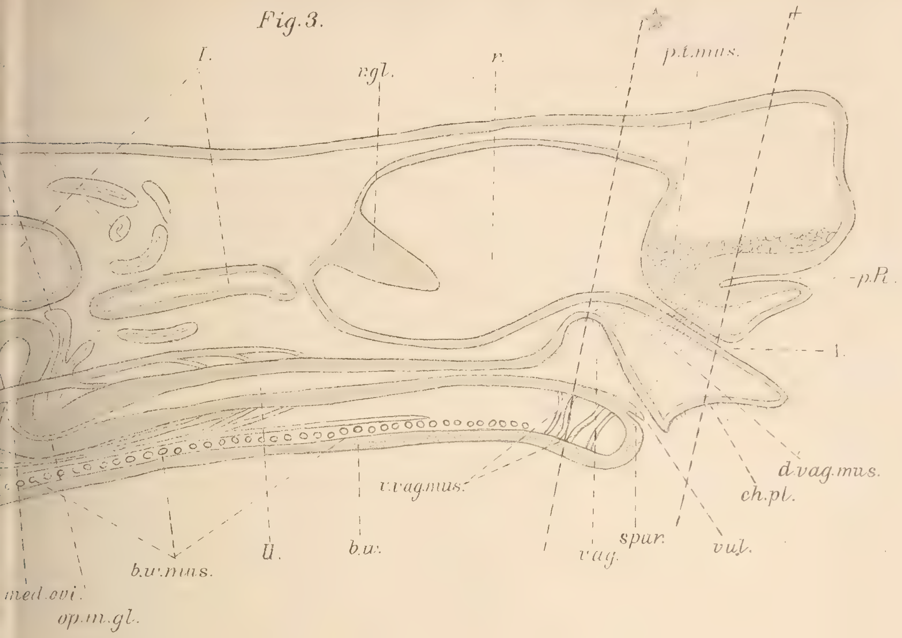
Fig.


b.w.
l.
lar.
mus.ton.
lar.M.
lar.P.
lar.S.
U.
b.w.

A.G.P. del.

Verlag v. Wil

Fig. 3.


I.
r.gl.
r.
+
+
p.t.mus.
p.R.
1.
d.vag.mus.
ch.pl.
vul.
spar.
vag.
v.vag.mus.
b.w.
II.
b.w.mus.
med.ovi.
op.m.gl.

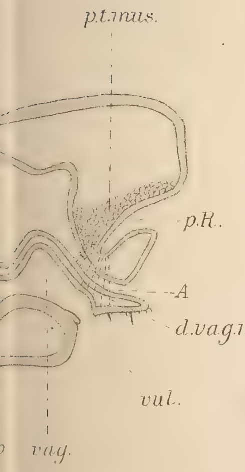

p.t.mus.
p.R.
A
d.vag.mus.
vul.
vag.

Fig. 5.

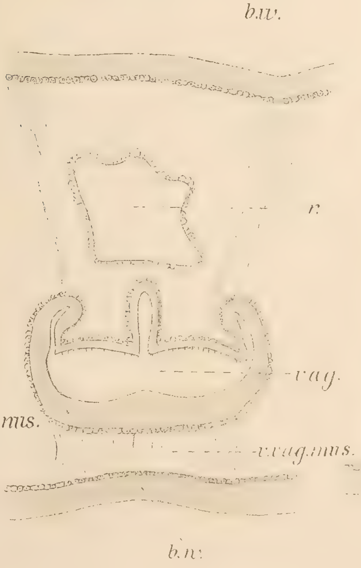
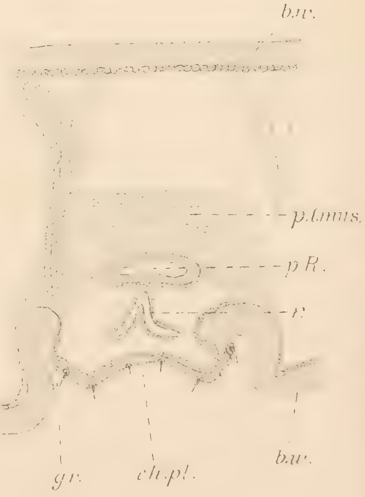

b.w.
r.
vag.
v.vag.mus.
b.w.

Fig. 6.


b.w.
p.t.mus.
p.R.
r.
b.w.
ch.pl.
gr.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

Fig 1

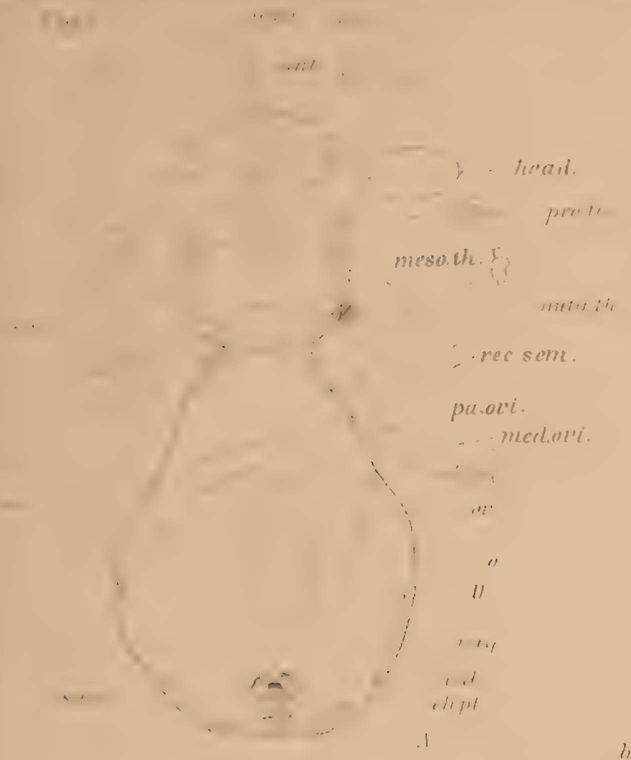

ant
head.
pr.th.
meso.th.
meta.th.
rec sem.
pa.ovi.
med.ovi.
ov
o
ll
cl.pt

Fig 3

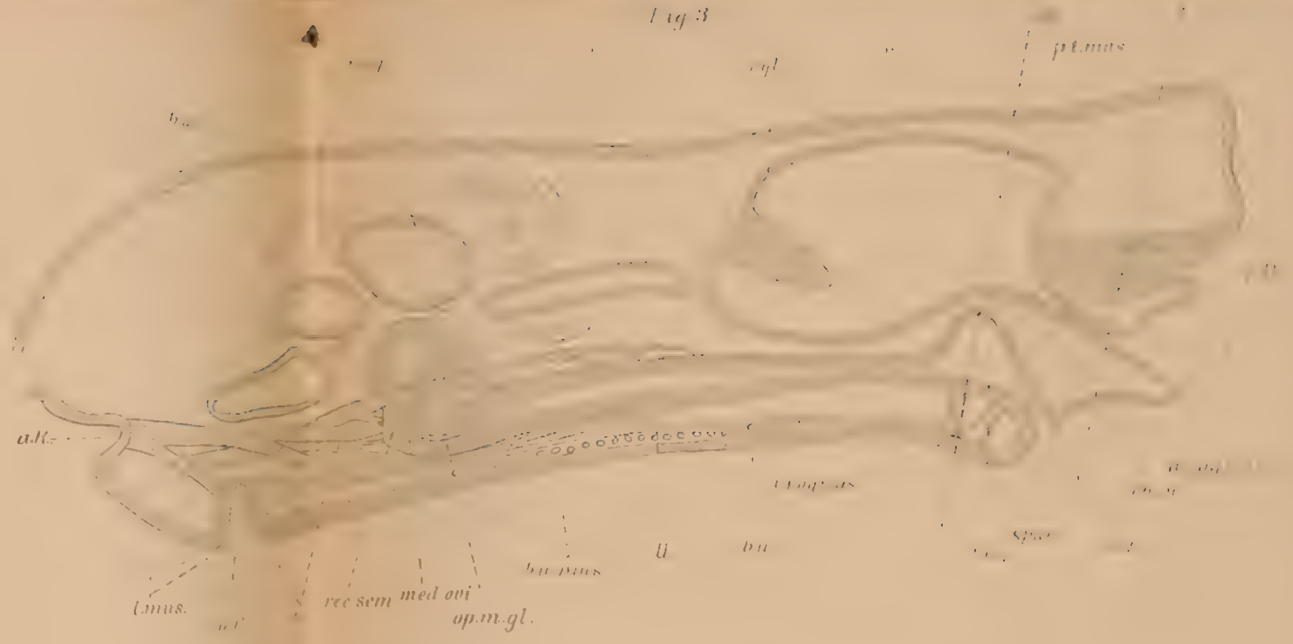

cgl
pt.mus
a.lt.
t.mus.
ov
rec sem
med ovi
op.m.gl.
bu mus
ll
bu
Sp

Fig 2

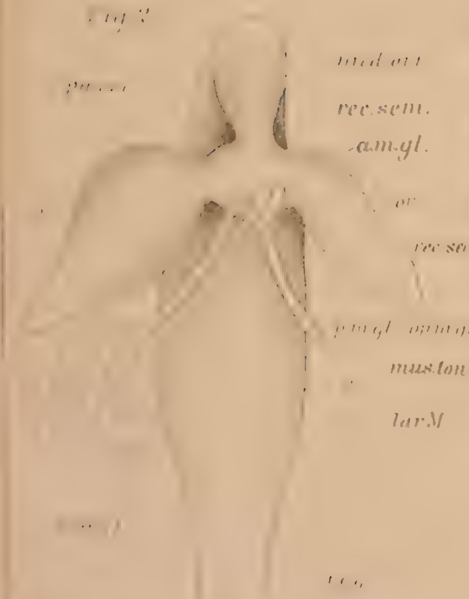

pa.ovi
med.ovi
rec.sem.
a.m.gl.
ov
rec sem
p.m.gl
m.m.gl
mus.ton.
lar.M

Fig 4

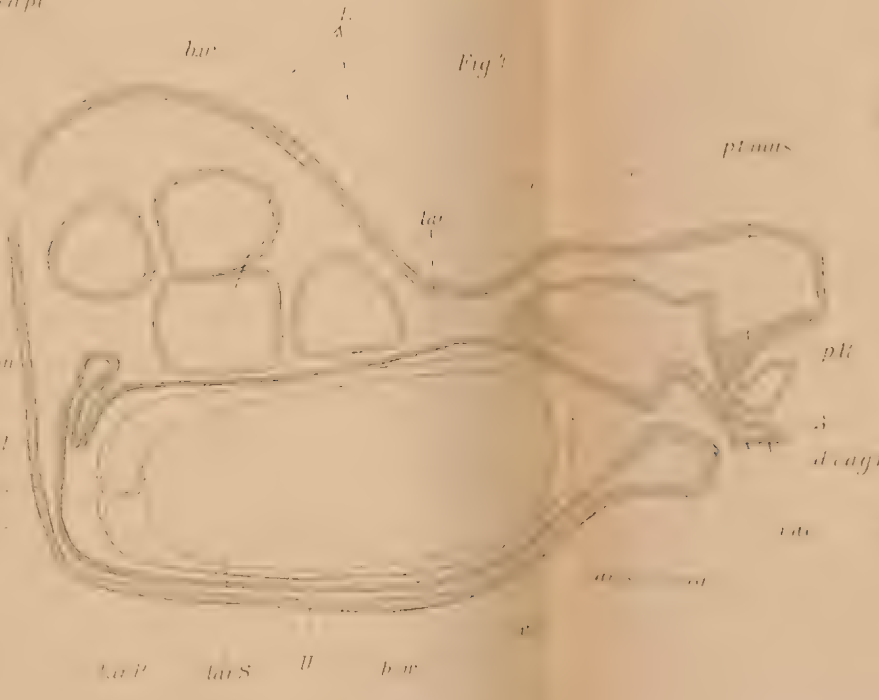

bw
pt.mus
lar
pk
d.vag.mus
lar P
lar S
ll
bw

Fig 5

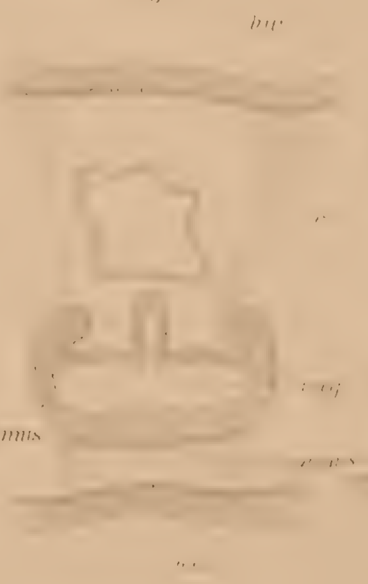


Fig 6

Wilhelm Engelmann

Fig. 7.

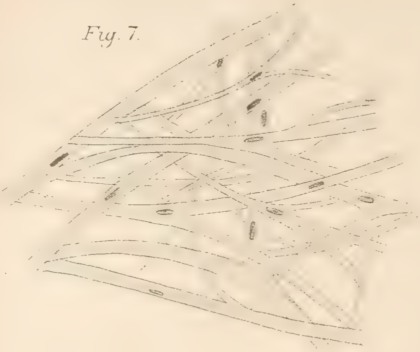


Fig. 9.

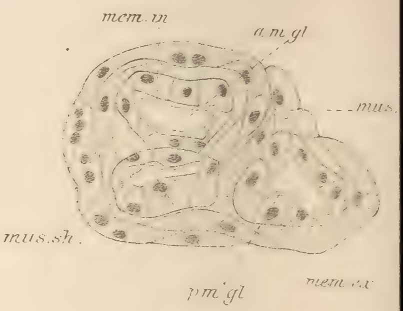

mem. in
a. m. gl
mus.
mus. sh.
pm. gl
mem. ex

Fig. 8.

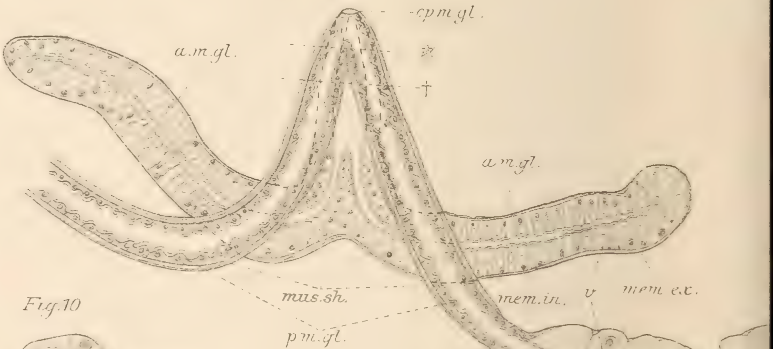

cpm. gl.
*
†
a. m. gl.
a. m. gl.
mus. sh.
mem. in.
v
mem. ex.
p. m. gl.

Fig. 10

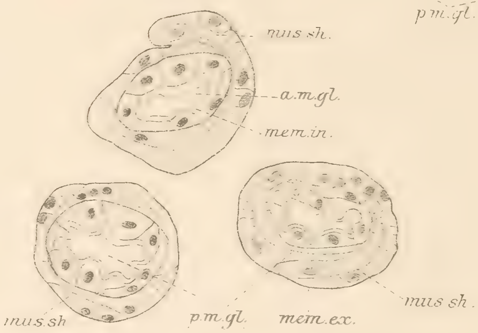
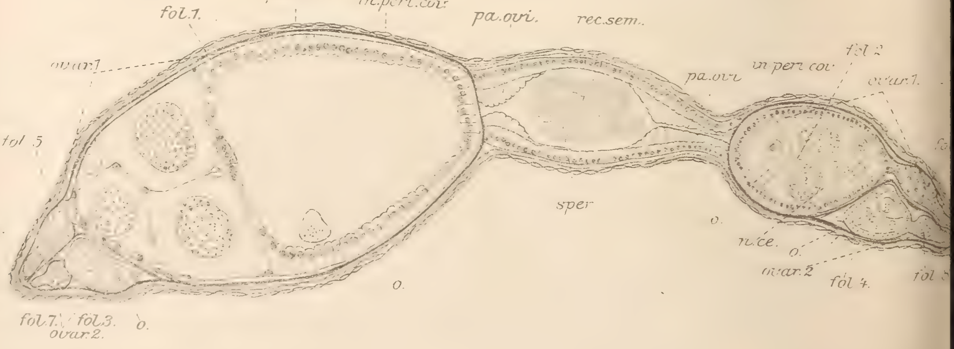

mus. sh.
a. m. gl.
mem. in.
mus. sh
p. m. gl.
mem. ex.
mus. sh.

Fig. 11.


fol. 1.
peri. cov.
in. peri. cov.
pa. ovi.
rec. sem.
ovar. 1
fol. 5
ger
pa. ovi
in. peri. cov
fol. 2
ovar. 1.
sper
o.
n. ce.
o.
ovar. 2
fol. 4.
o.
fol. 7.
fol. 3.
ovar. 2.
o.

Will

Fig. 12

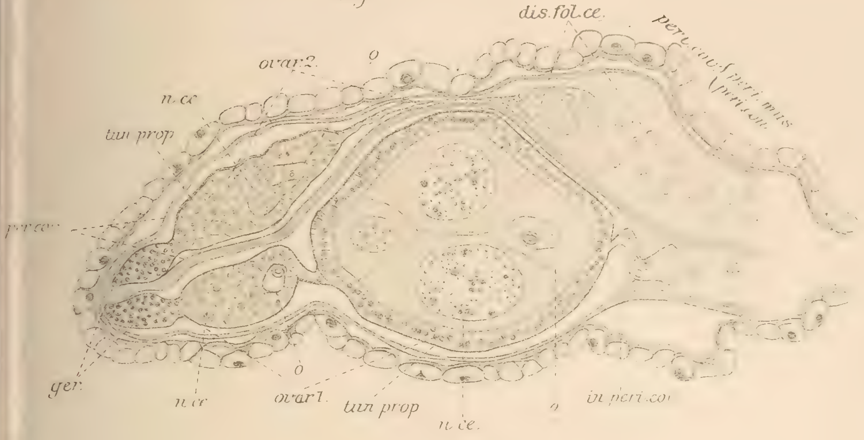

dis. fol. ce.
peri. cav. { peri. mus / peri. con.
ovar. 2.
o
n. ce
tun. prop
per. con
ger.
n. ce
o
ovar. 1.
tun. prop
n. ce.
o
in. peri. con

Fig. 13.

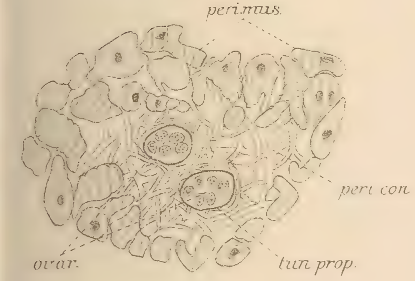

peri. mus.
peri. con
ovar.
tun. prop.

Fig. 14.

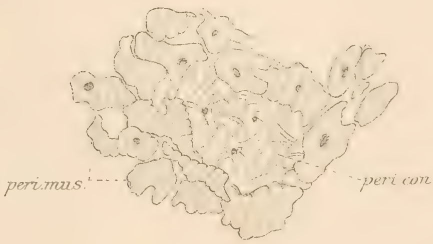
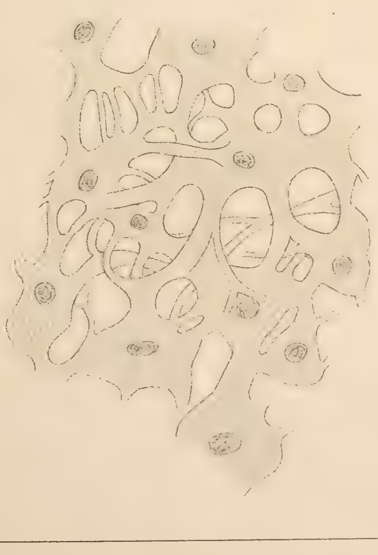

peri. mus.
peri. con

Fig. 15.



nn & Leipzig

Fig. 7.

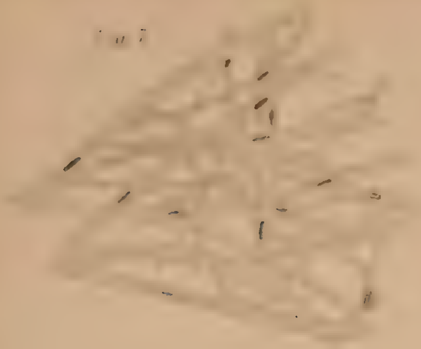


Fig. 9.

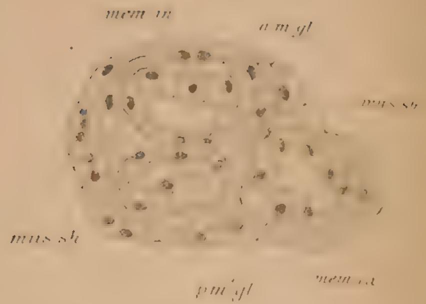

mem in
a m gl
mus sh
mus sh
pm gl
mem ex

Fig. 8.

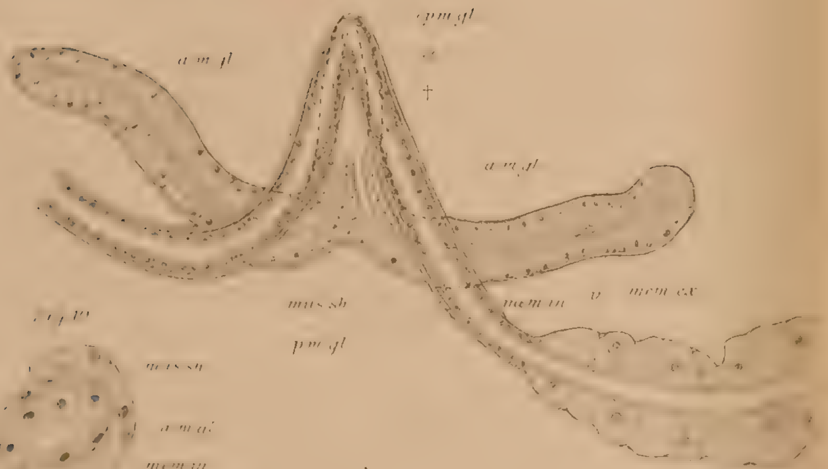

a m gl
pm gl
†
a m gl
mus sh
mem in
v
mem ex
pm gl

Fig. 10.

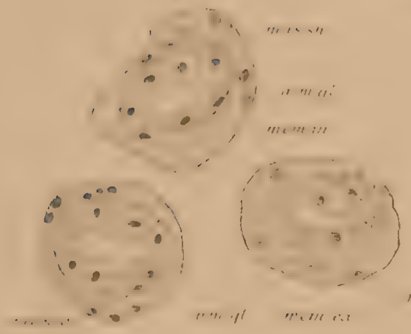

mus sh
a m gl
mem in
mus sh
pm gl
mem ex

Fig. 11.

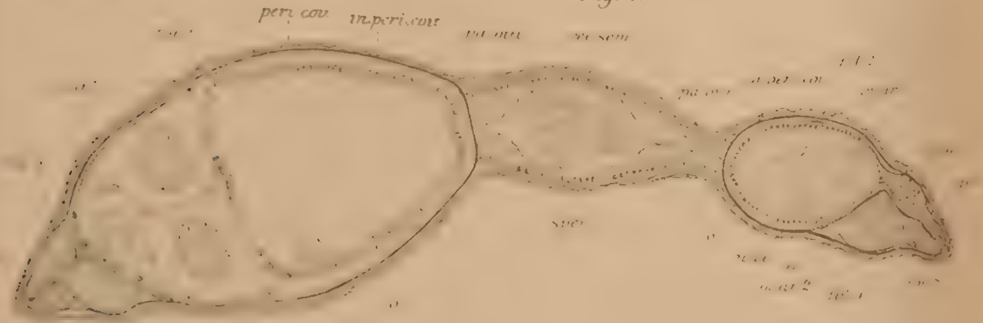

peri. cov.
in. peri. cov.
va. ova
re. sem
pa. ov
d. del. ov
sper
ovar 2
o

Fig. 12.

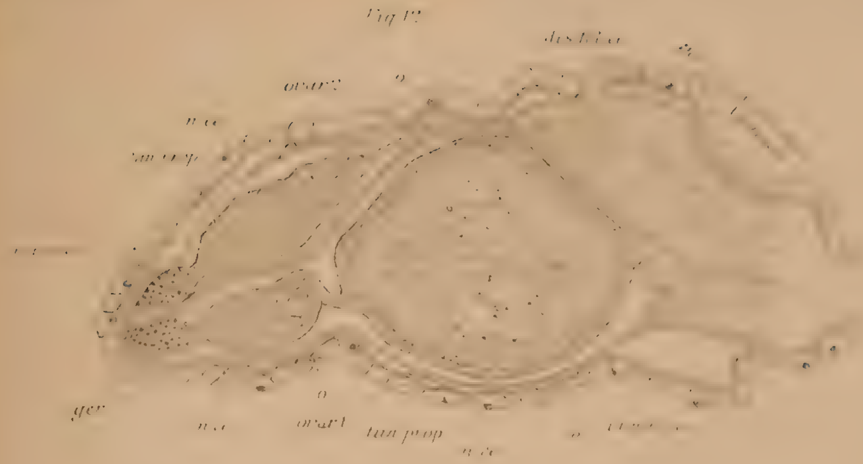

dis. bi. ca
ovar 2
o
n. a
ger
n. a
o
ovar 1
tun. prop
o

Fig. 13.

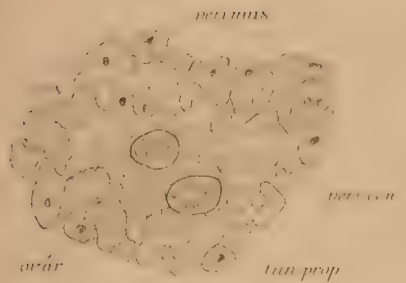

peri. mus
peri. cov
ovar
tun. prop

Fig. 14.

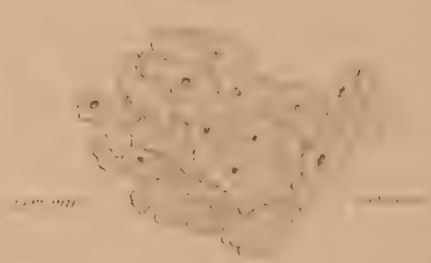
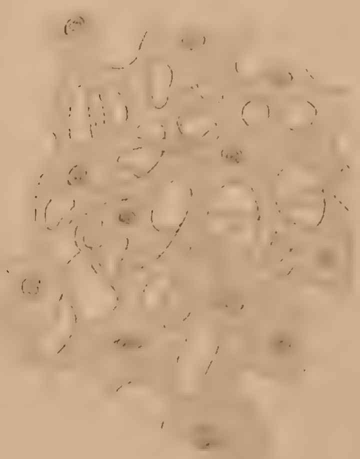


Fig. 15.



Wilhelm Engelmann

Fig. 1a.

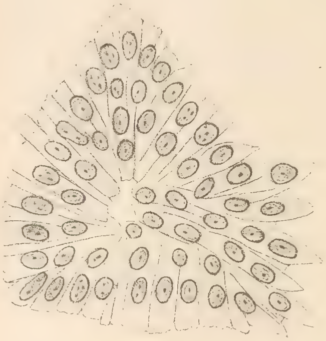


Fig. 1b.

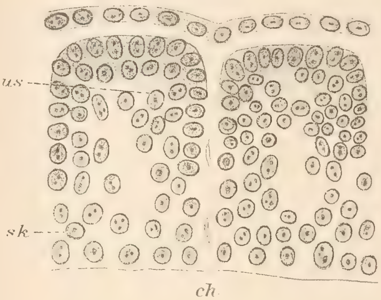


Fig. 3.

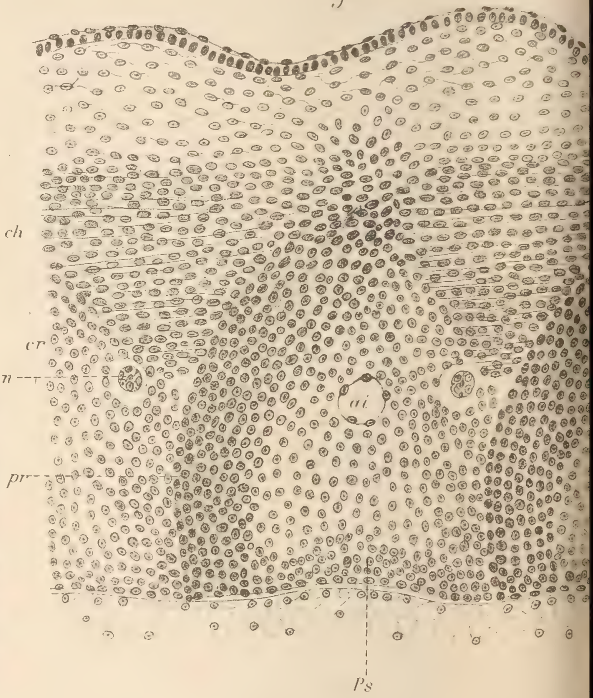

ch
cr
n
ai
pr
Ps

Fig. 2a.

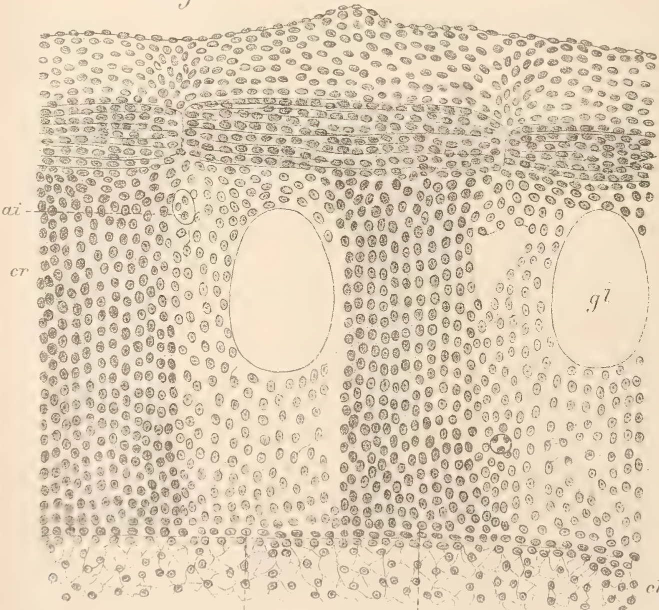
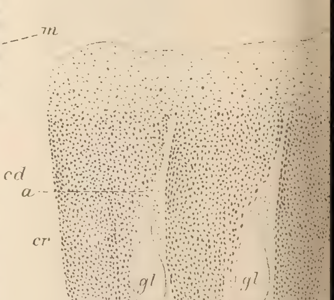

m
ai
cr
gl
ch
a
p

Fig. 4


cd
a
cr
gl
gl
pr

Will

Fig.2^{b}.

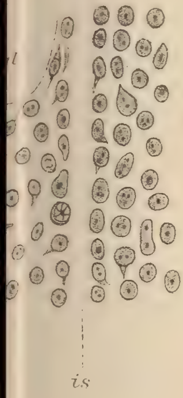
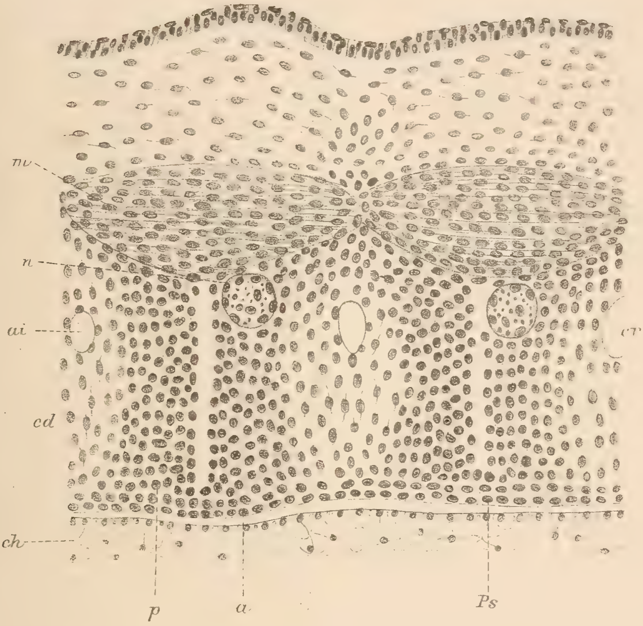
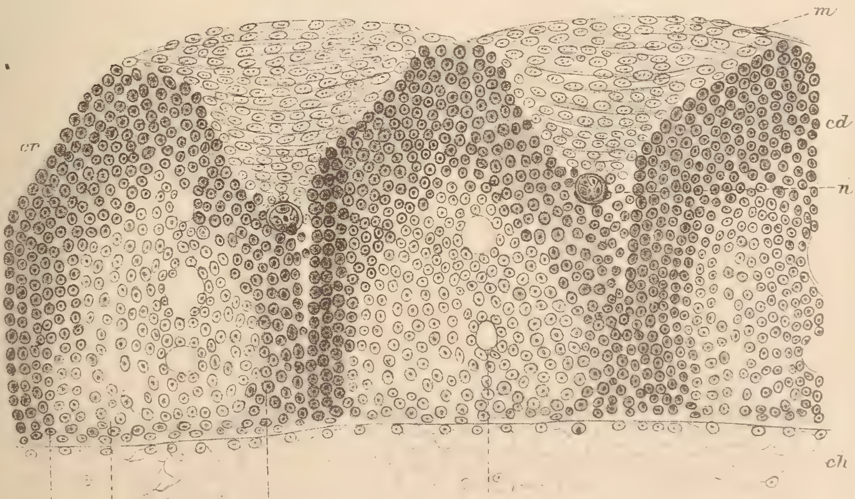


Fig. 5.



nv
n
ai
cd
ch
cr
p
a
Ps

Fig. 6.



m
cr
cd
n
ch
Il
Ps
N
ai

Fig. 1a.

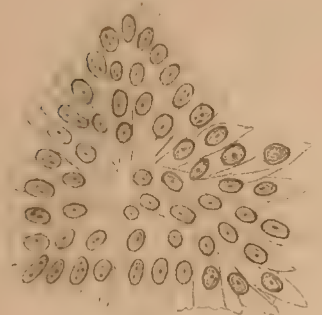


Fig. 1b.

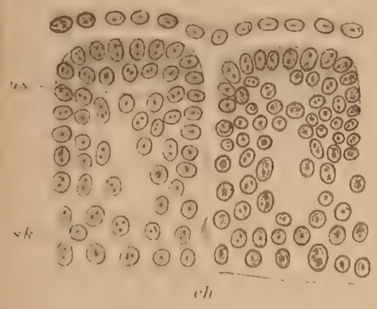


Fig. 3.

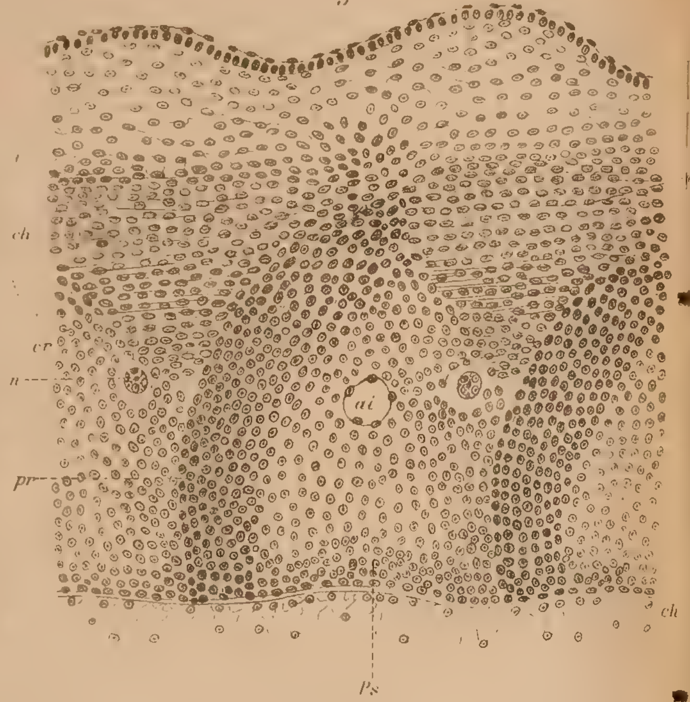

ch
cr
n
ai
pr
ch
Ps

Fig. 2b.

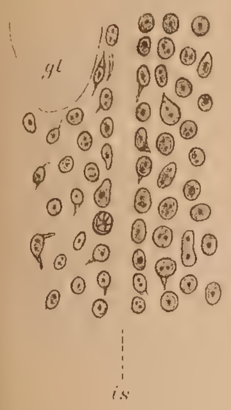


Fig. 5.

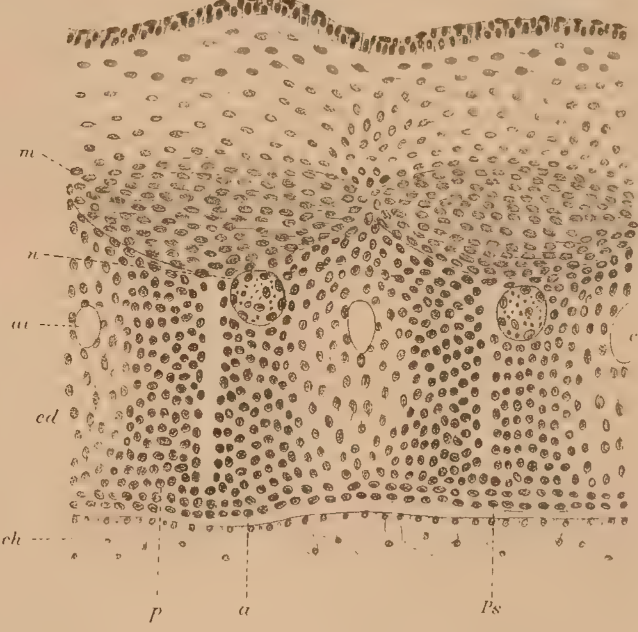

m
n
ai
cr
cd
ch
p
a
Ps

Fig. 2a.

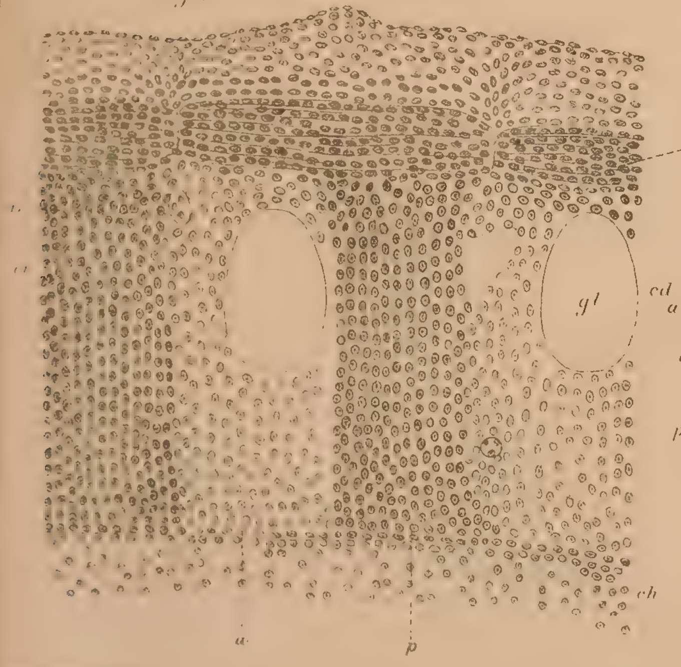

m
n
cr
gl
cd
a
ch
a
p

Fig. 4.

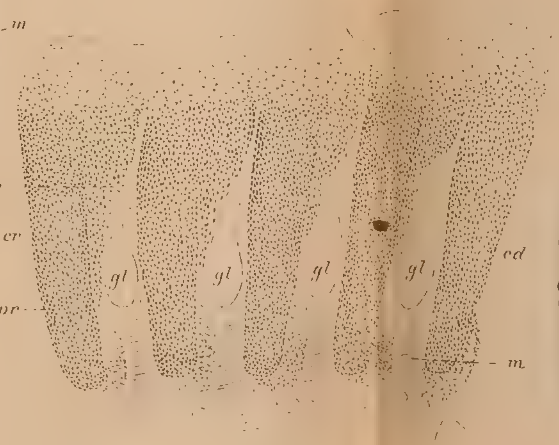

cr
pr
gl
gl
gl
gl
cd
m

Fig. 6.

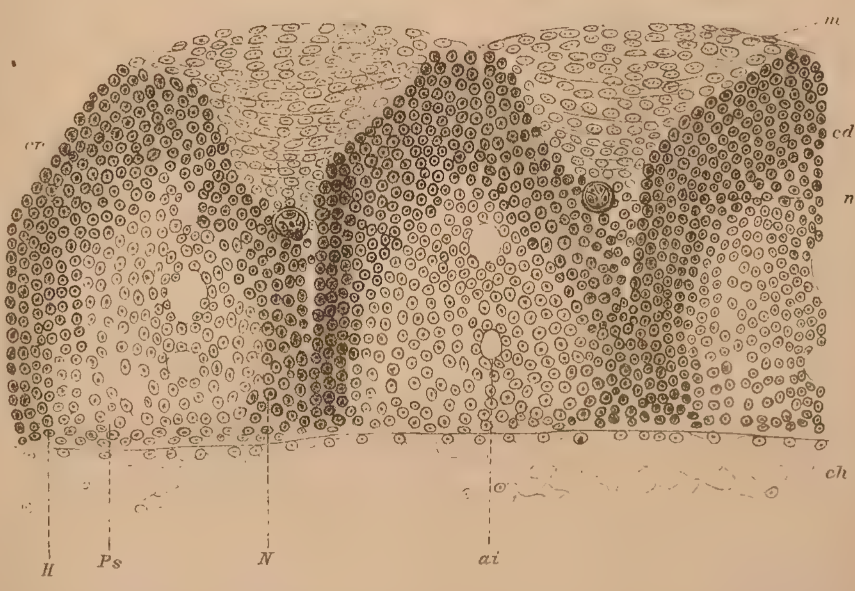

m
cd
cr
n
ch
H
Ps
N
ai

Fig. 7.

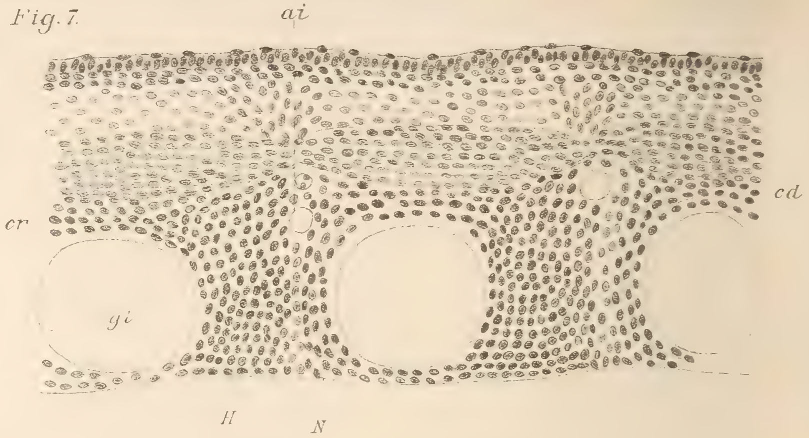

ai
cr
cd
gi
H
N

Fig. 9.

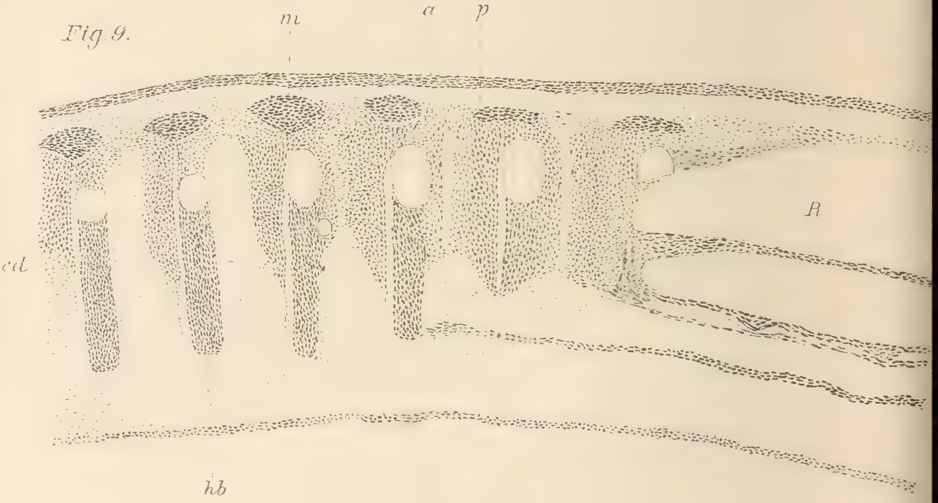


Fig. 11.

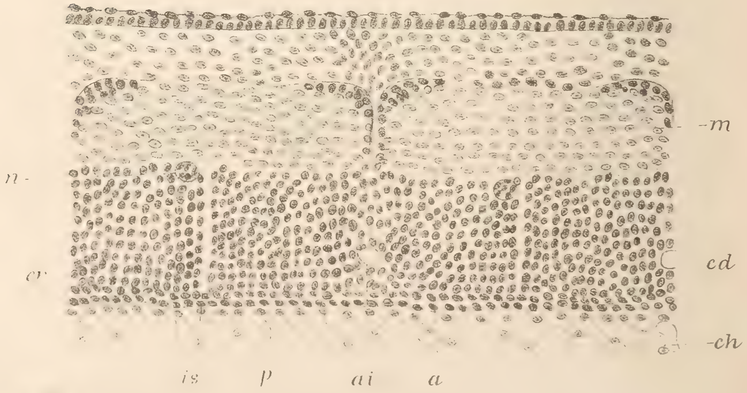

m
n
cd
cr
ch
is
p
ai
a

Fig. 8.

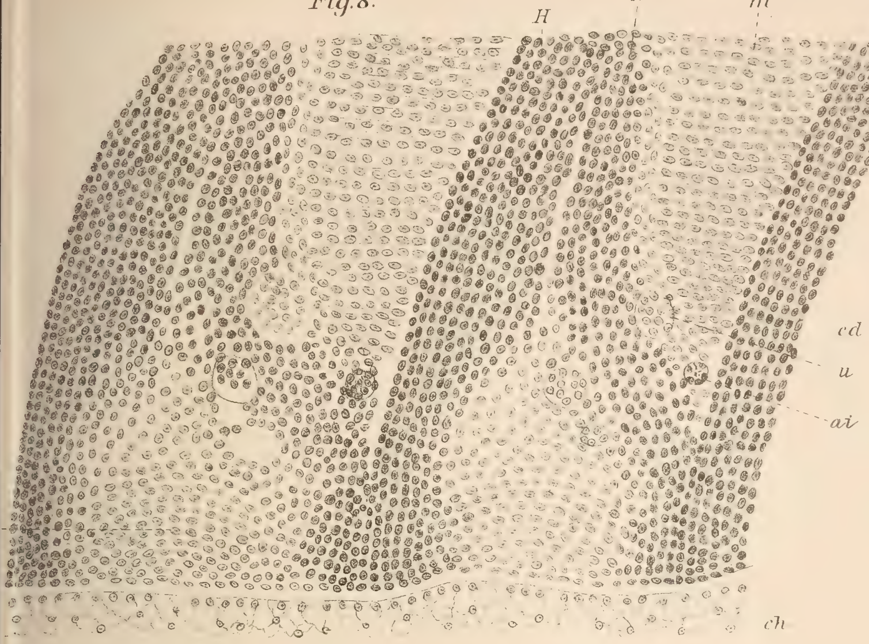
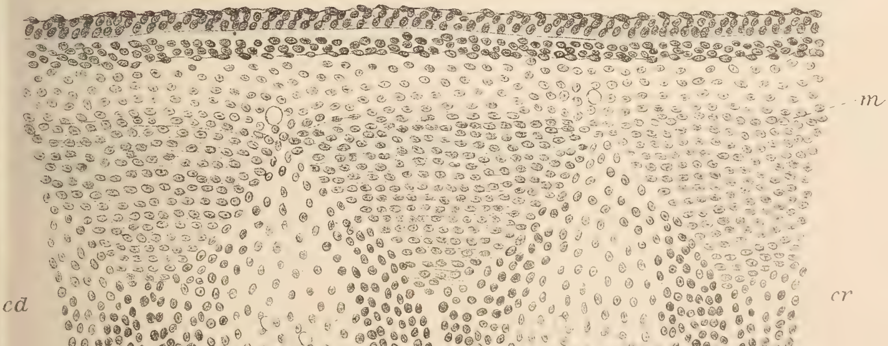

H
N
m
cd
u
ai
ch

Fig. 10.


m
cd
cr
Ps
ch
ai
is
o'
ai
o

Leipzig.

Lith.Anst.v.E.

Fig. 7.

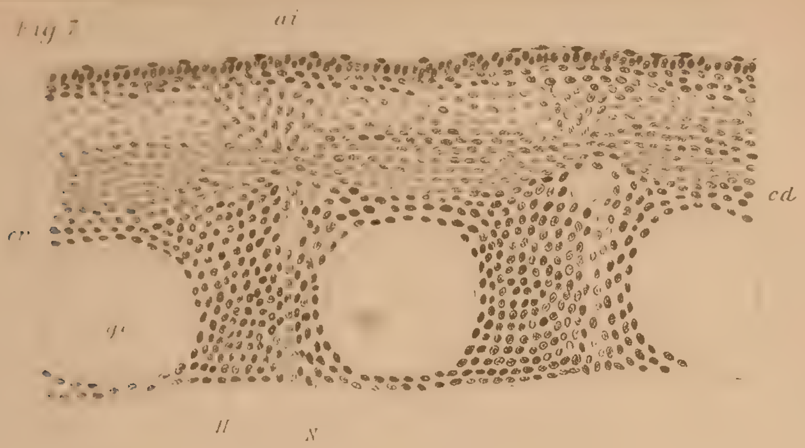


Fig. 9.

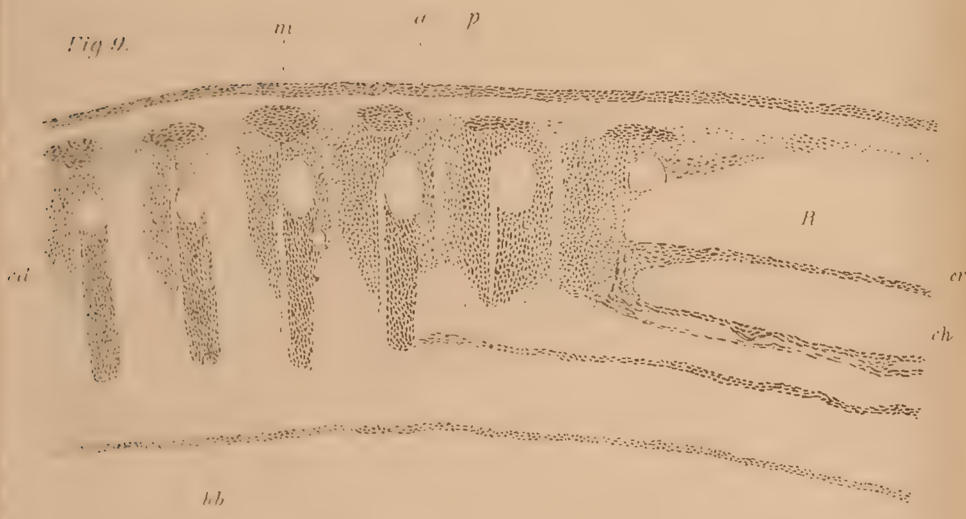

m
a
p
R
cd
cr
ch
hb

Fig. 11.

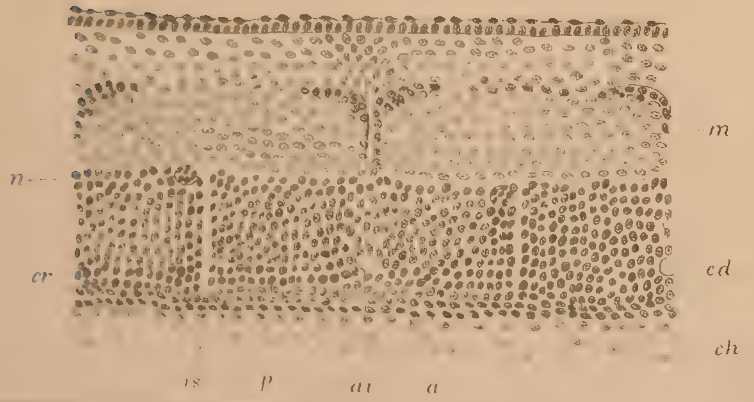

m
n
cr
cd
ch
is
p
ai
a

Fig. 8.

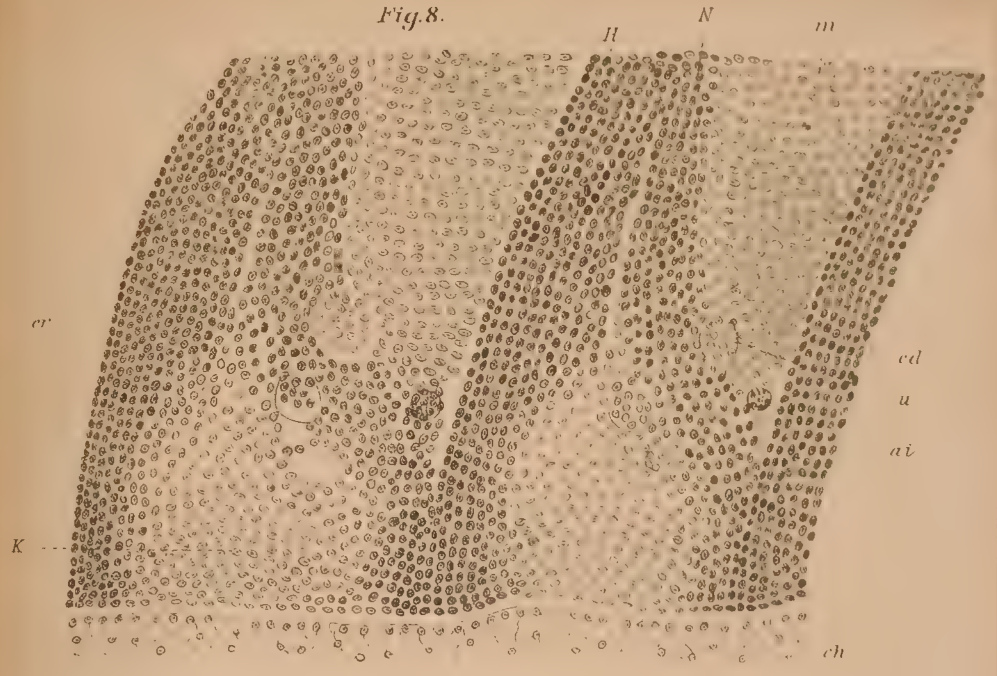
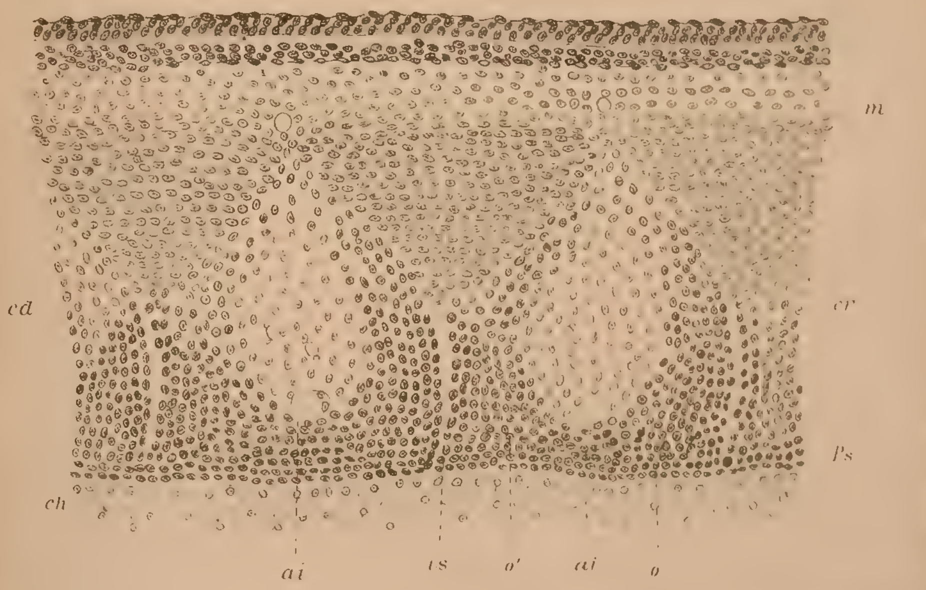

H
N
m
cr
cd
u
ai
K
ch

Fig. 10.


m
cd
cr
Ps
ch
ai
is
o'
ai
o

Wilhelm Engelmann

Fig. 12.

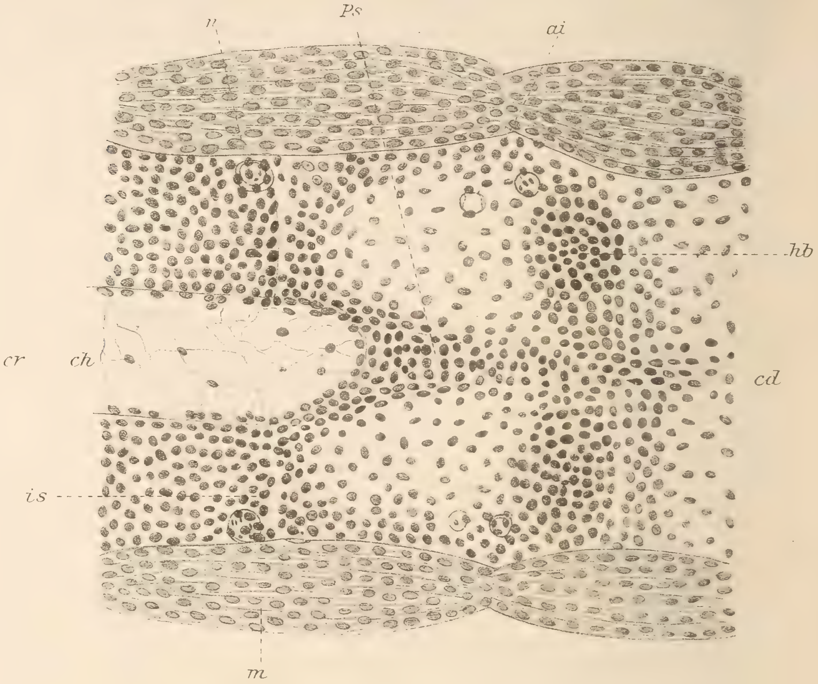
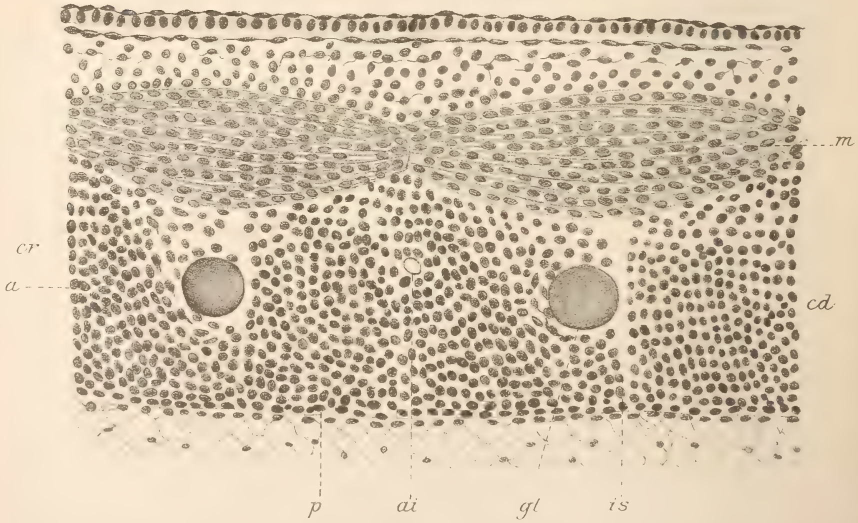

n
Ps
ai
hb
cr
ch
cd
is
m

Fig. 13.


m
cr
a
cd
p
ai
gl
is

H Männer gez.

Fig. 14.

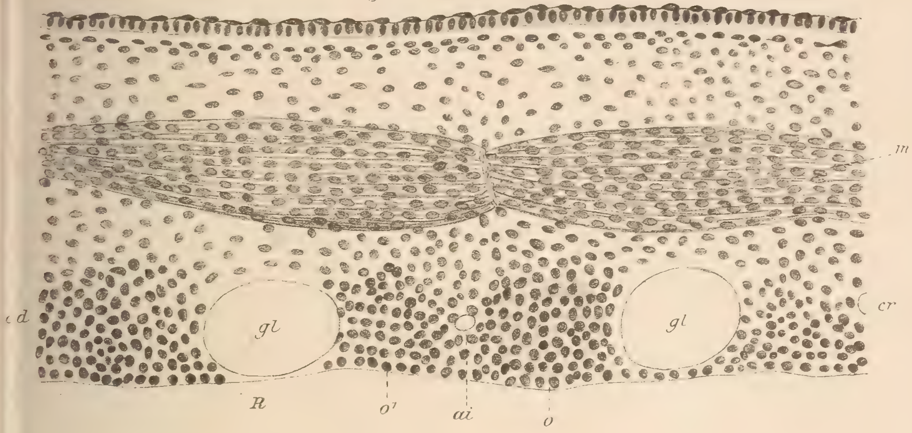

m
cd
gl
gl
cr
R
o'
ai
o

Fig. 15.

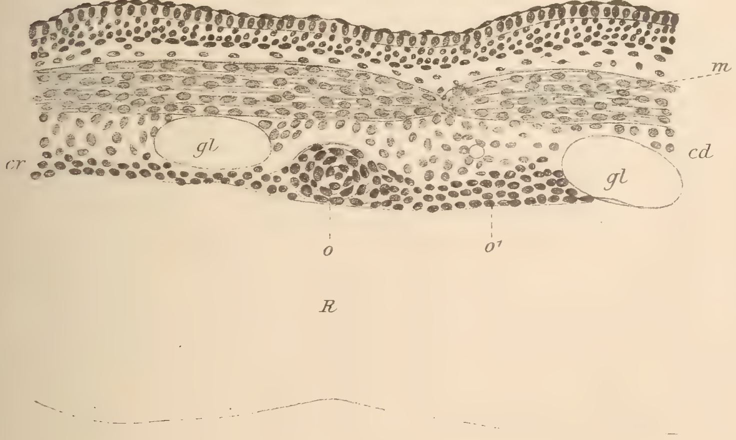

m
gl
cr
cd
gl
o
o'
R

Fig. 16.

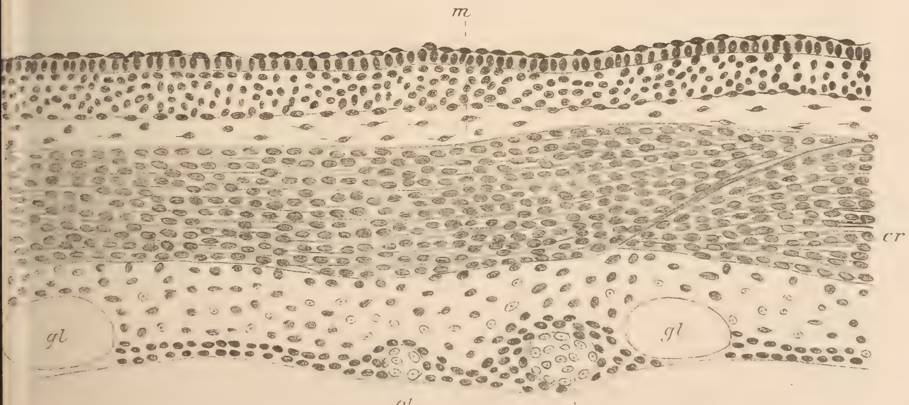


Fig. 12

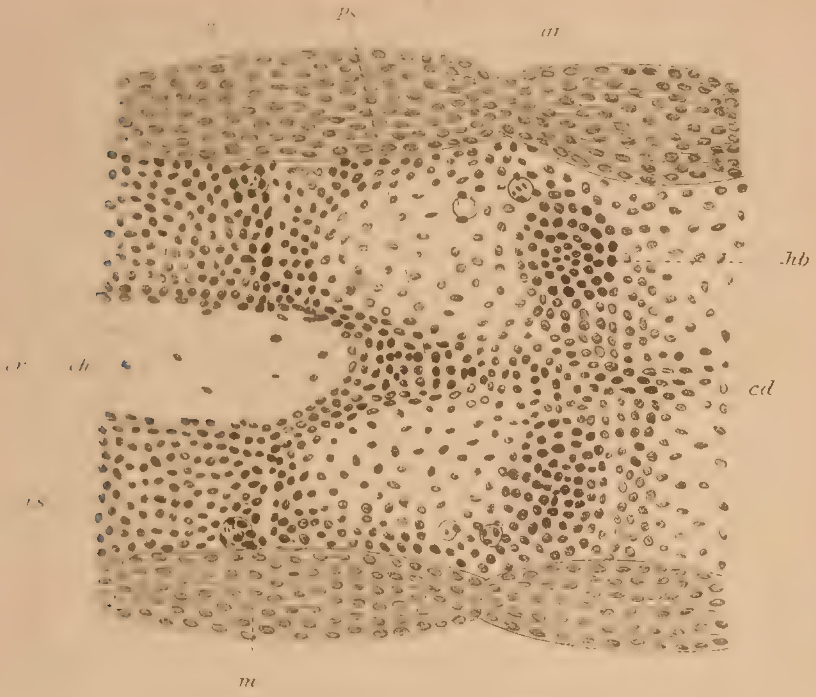

ps
au
hb
cr
ch
cd
vs
m

Fig. 13.

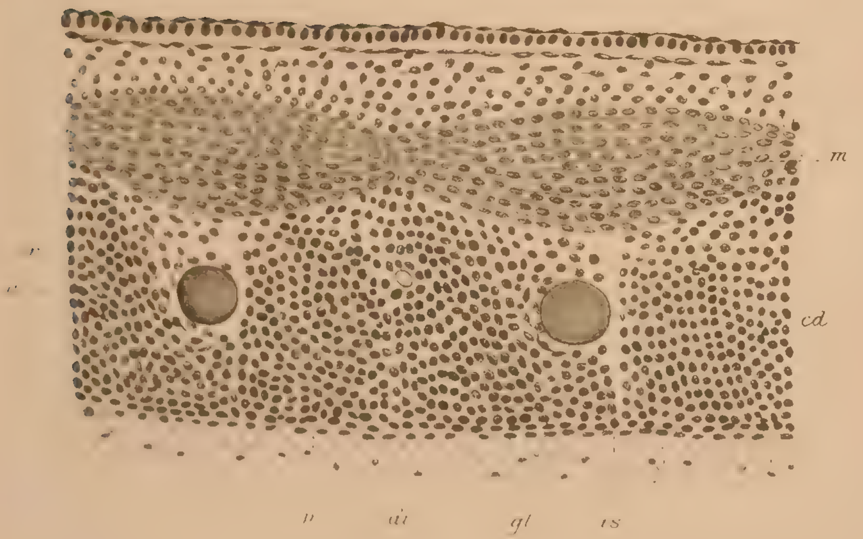

m
r
e
cd
n
au
gl
vs

Fig. 14.

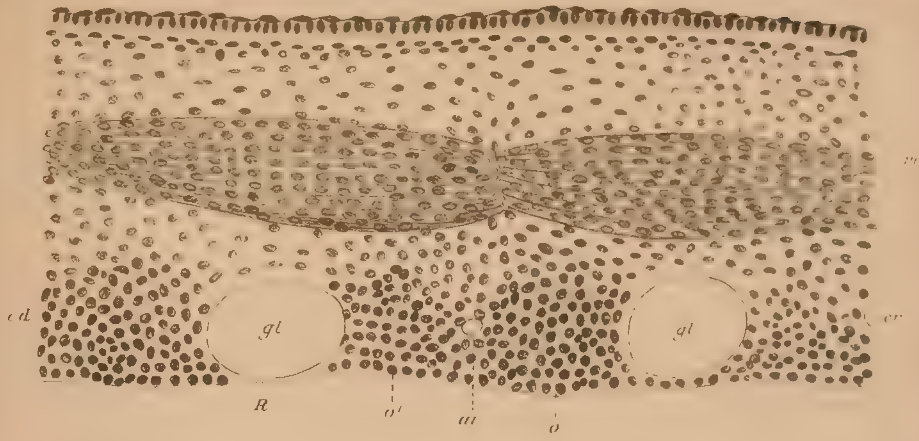

m
cd
gl
gl
cr
R
o'
au
o

Fig. 15.

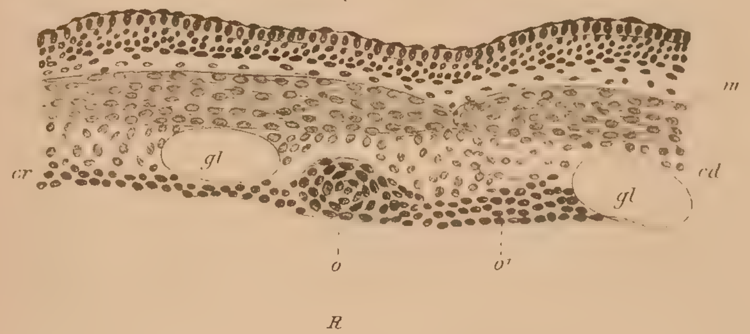
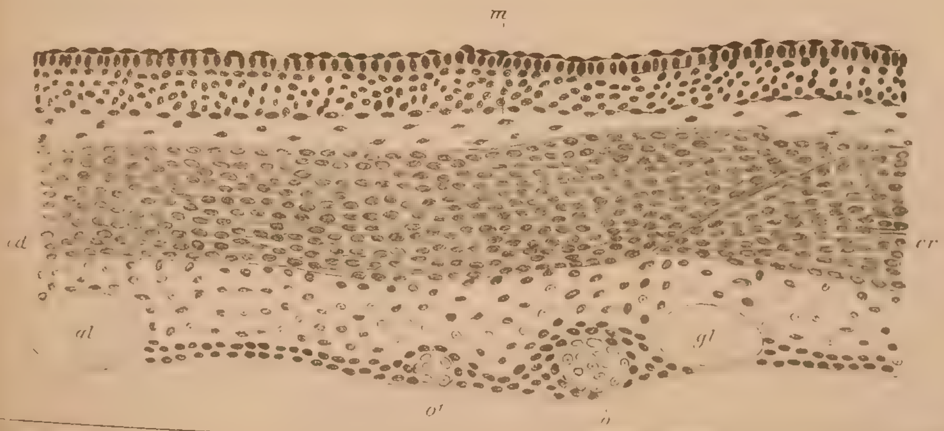

m
cr
gl
cd
gl
o
o'
R

Fig. 16.


m
cd
cr
al
gl
o'
o

Wilhelm Engelmann

Fig. 17.

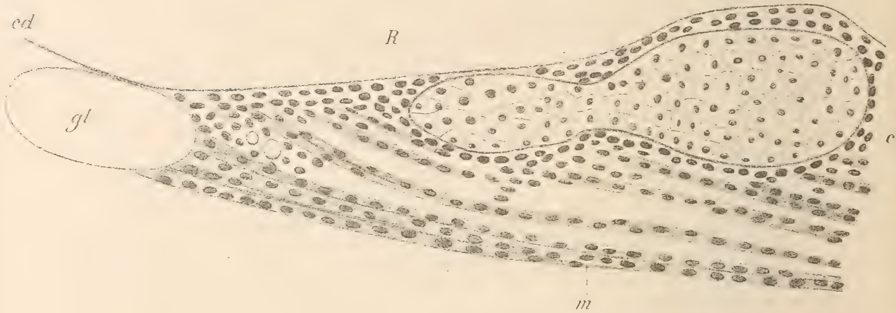
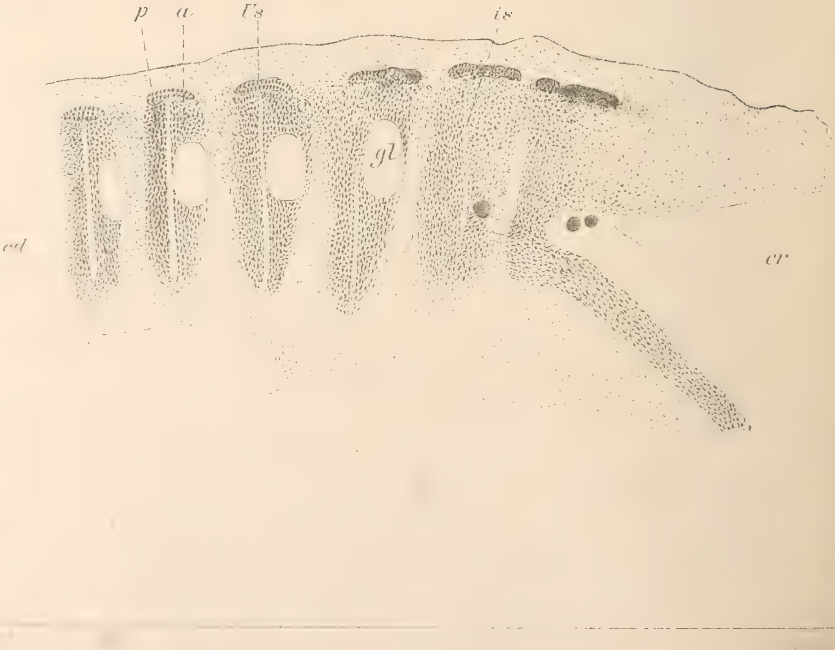


Fig. 18.


p
a
Us
is
gl
cd
cr

Wilh

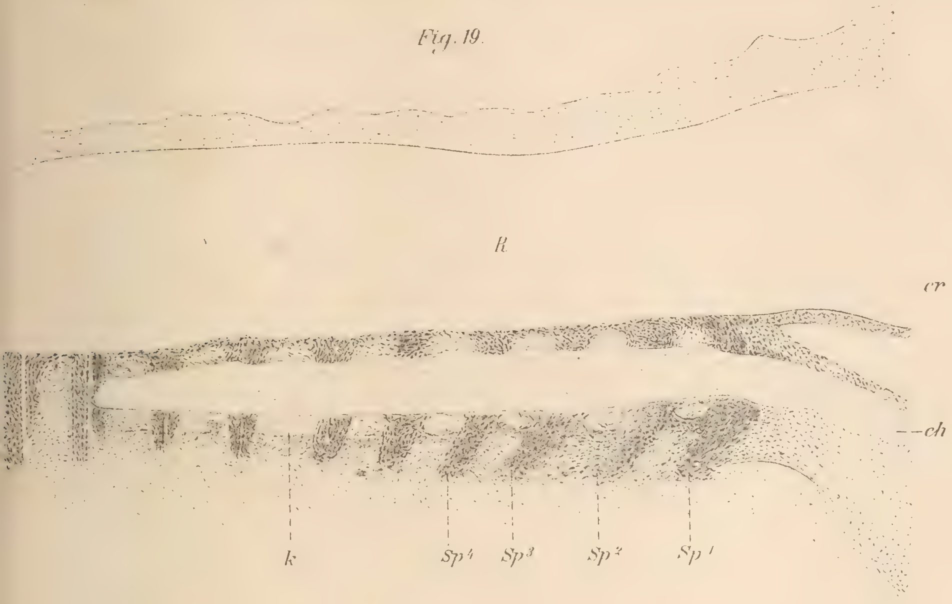


Fig. 19.
R
cr
ch
k
Sp⁴
Sp³
Sp²
Sp¹

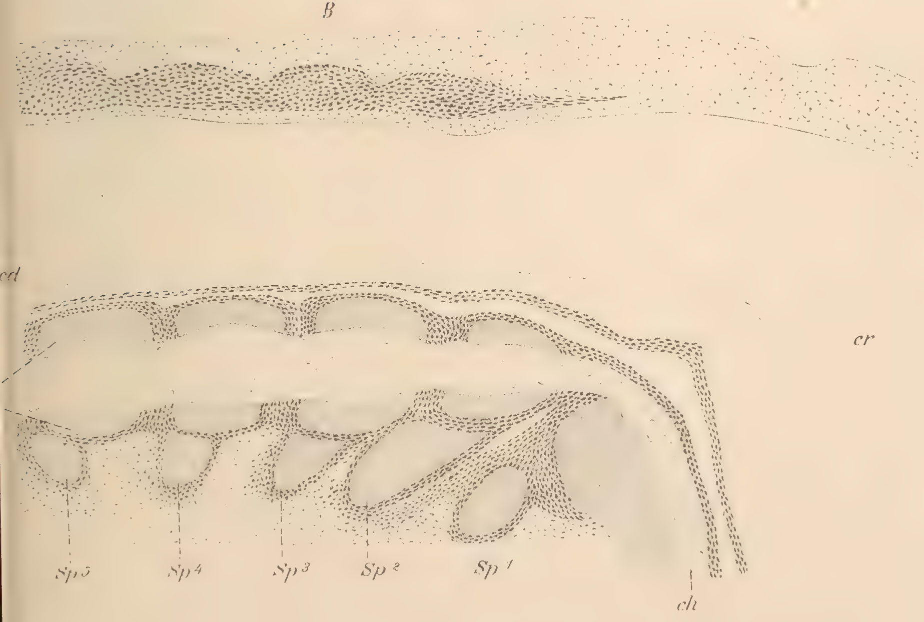


Fig. 20.
B
ed
cr
Sp⁵
Sp⁴
Sp³
Sp²
Sp¹
ch

mann

Fig. 17.

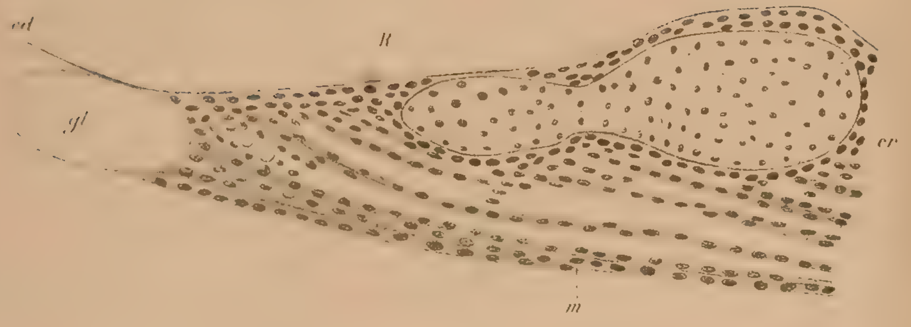


Fig. 18.

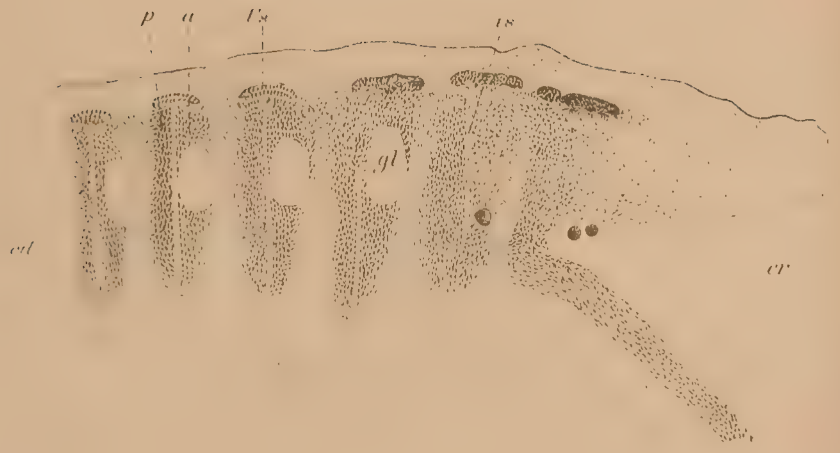

p
a
Vs
ts
gl
cd
cr

Fig. 19.

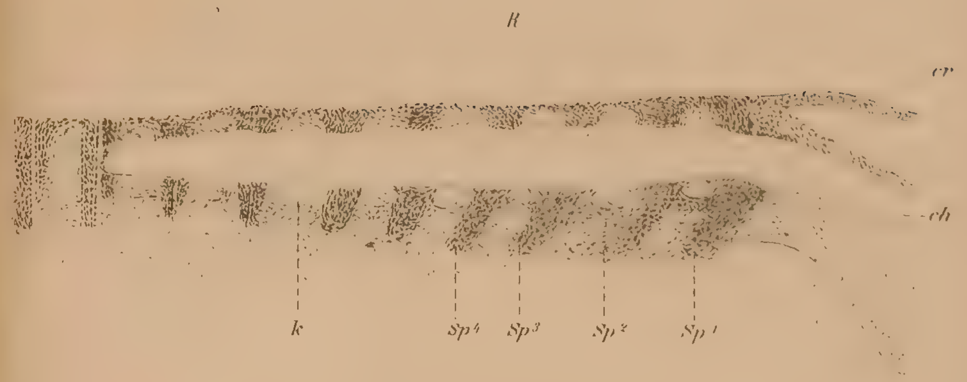
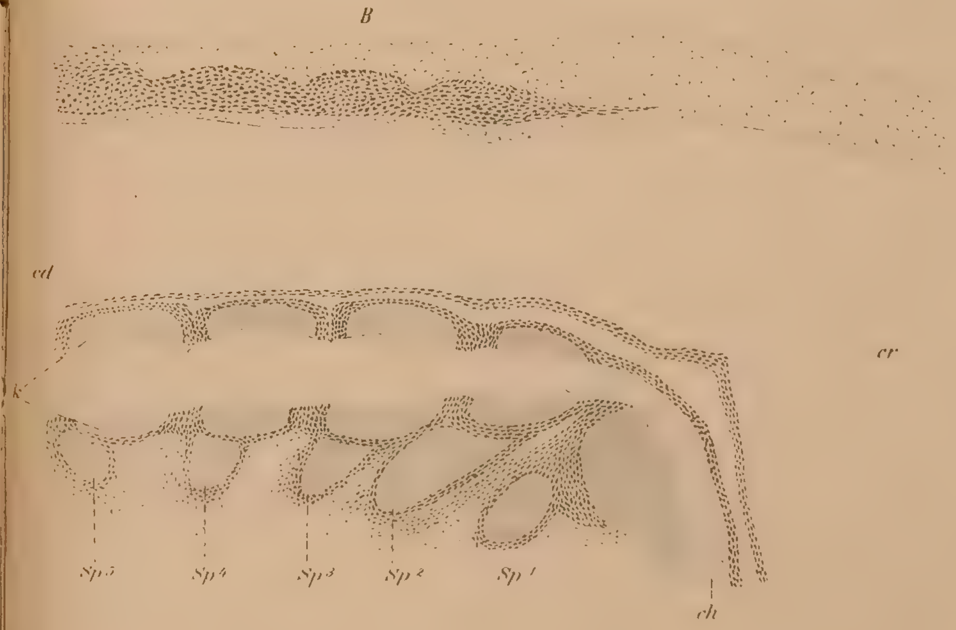
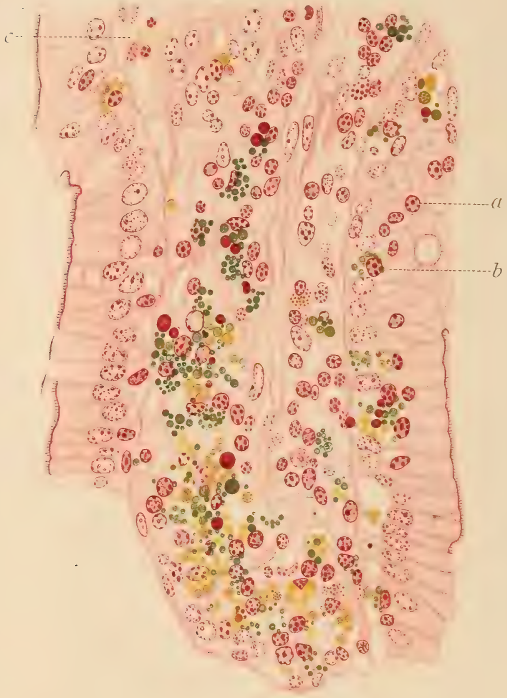

R
cr
cd
ch
k
Sp4
Sp3
Sp2
Sp1

Fig. 20.

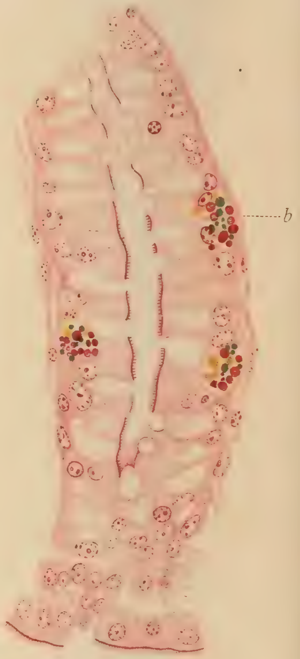

B
cd
cr
k
Sp5
Sp4
Sp3
Sp2
Sp1
ch

Wilhelm Engelmann

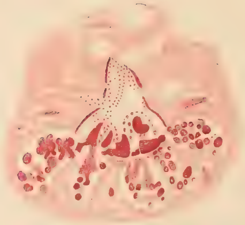
1.



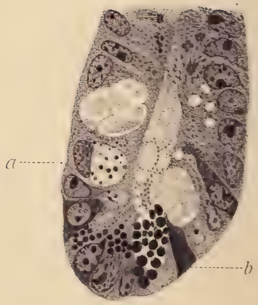
2.



5.

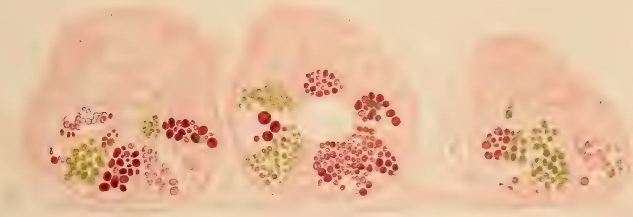


6.

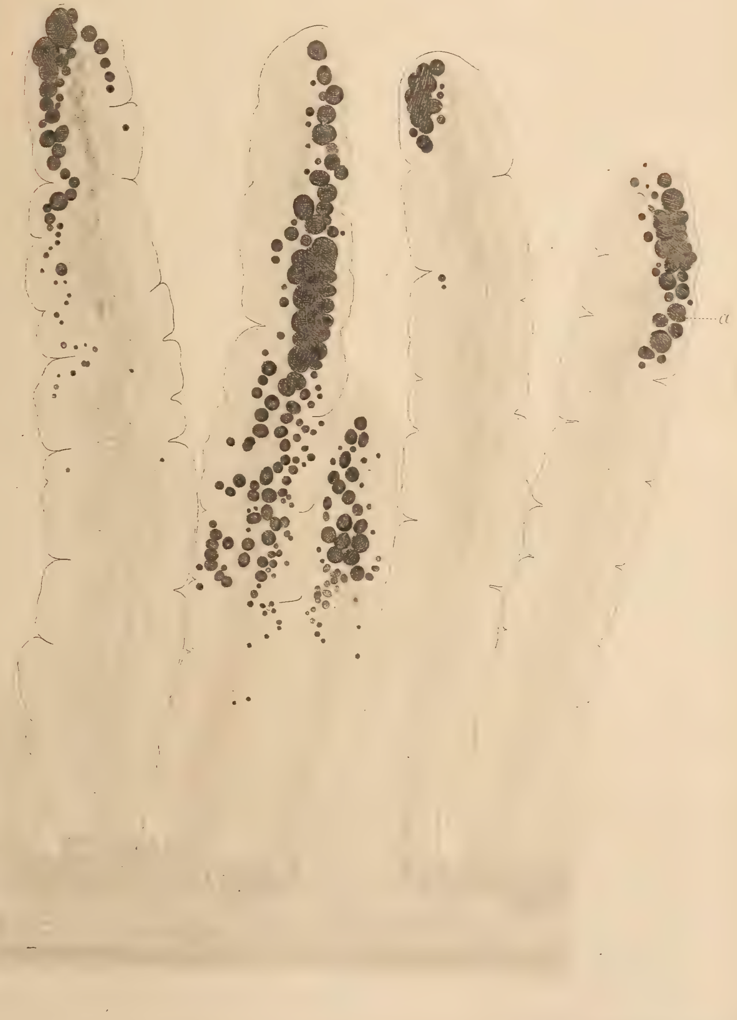


3.

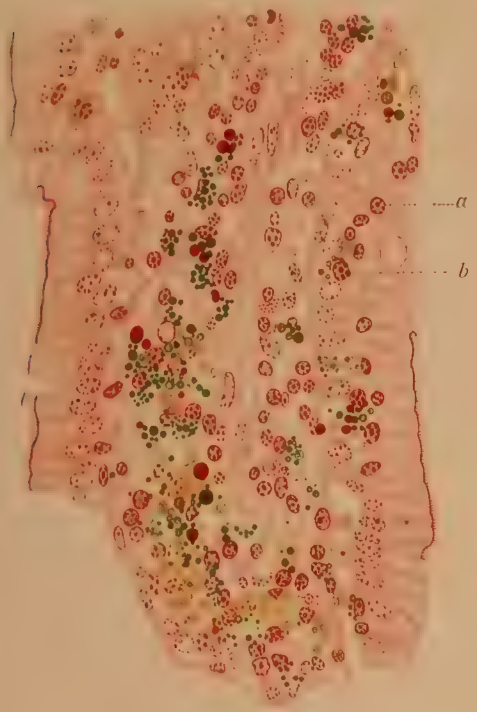
4.



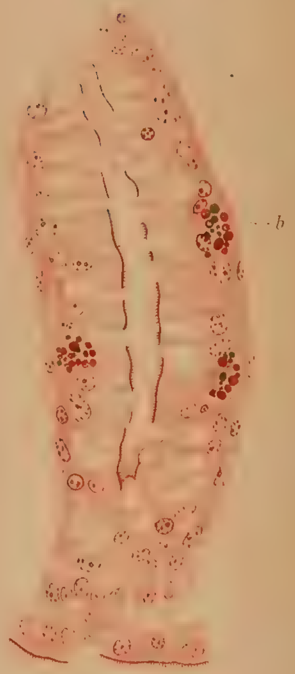
8.



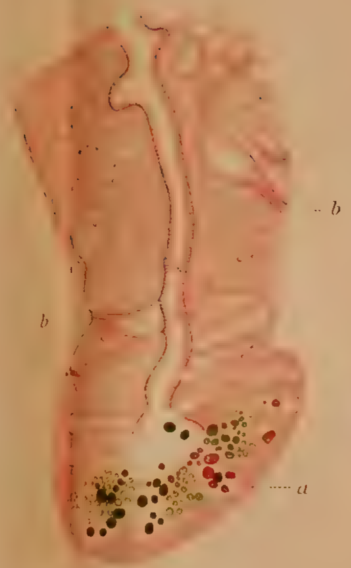
1.



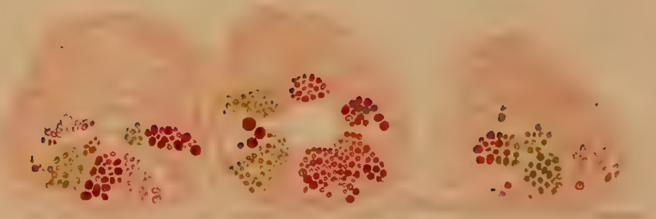
2.



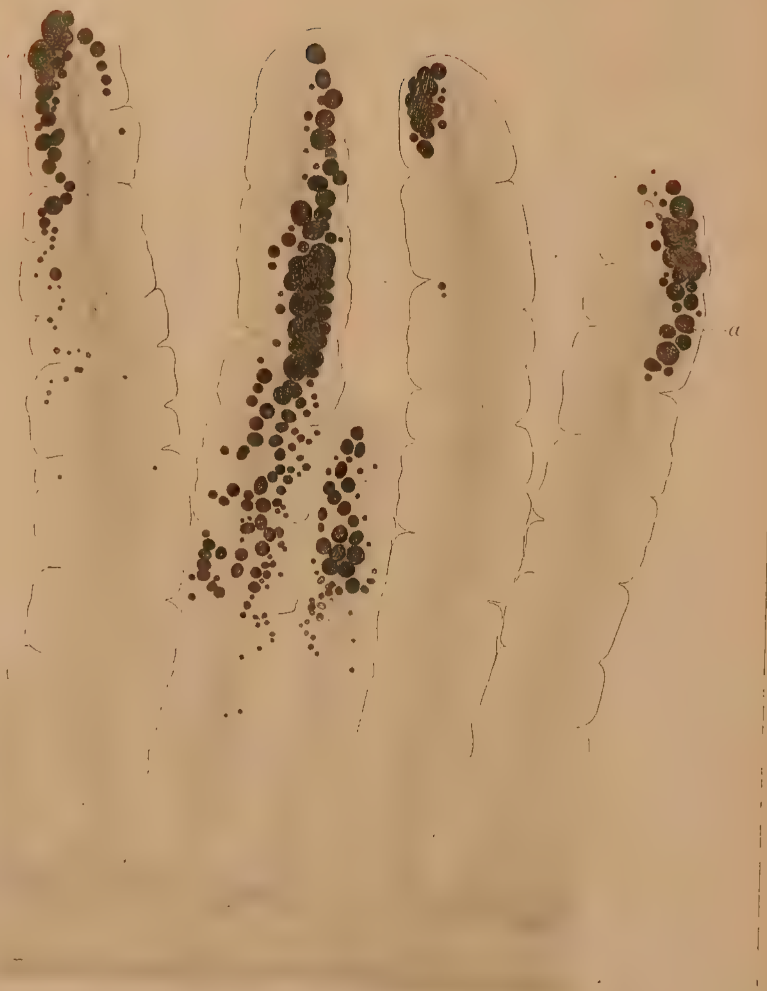
3.



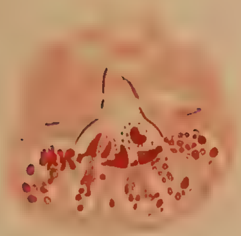
4.



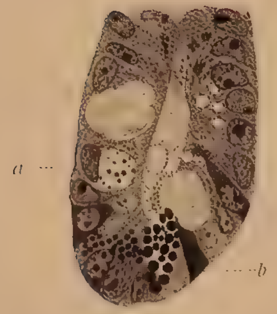
8.



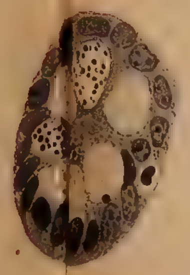
5.



6.

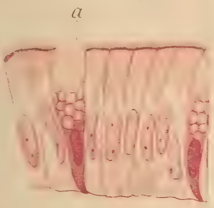


7.



Inst. v Werner [illegible] [illegible]

9.

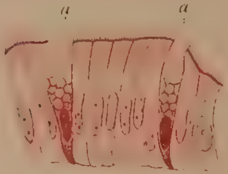


10.

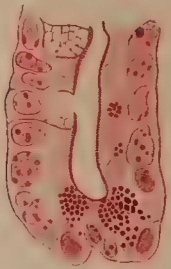
11.

9-15 Esther Johansson; 16,17 Anna Lil

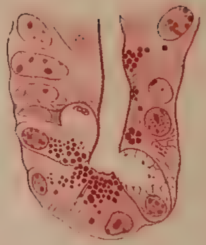
9.



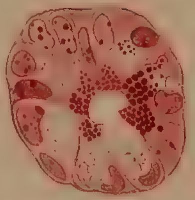
10.



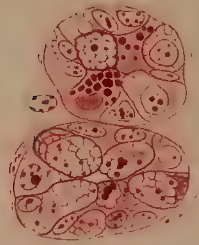
11.



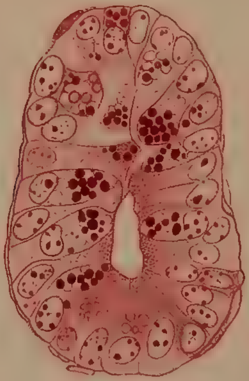
12.



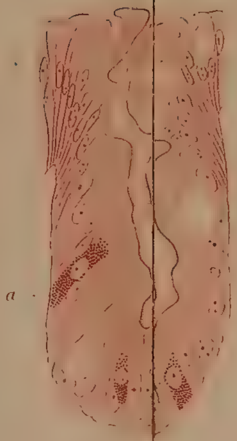
13.



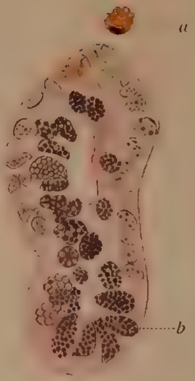
14.



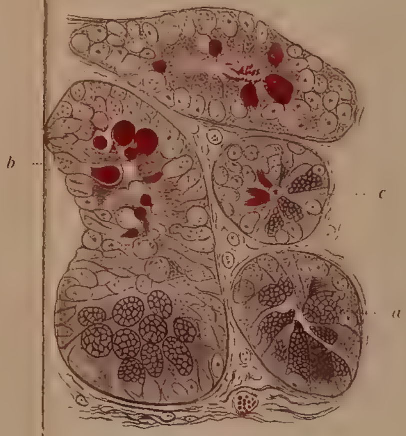
15.



16.



17.



Esther Johansson, 16.17 Anna Liljeroos gez. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig [illegible]

Fig. 2.

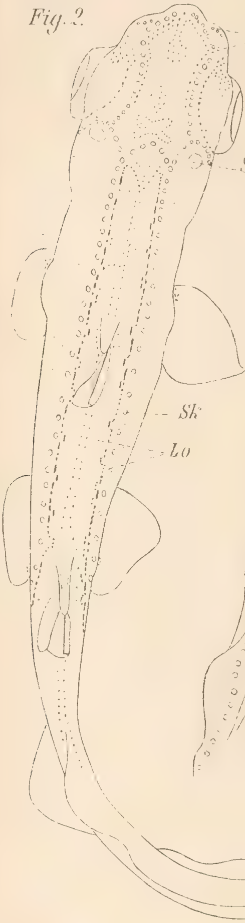


Fig. 1.

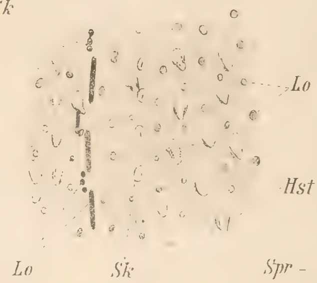


Fig. 3.

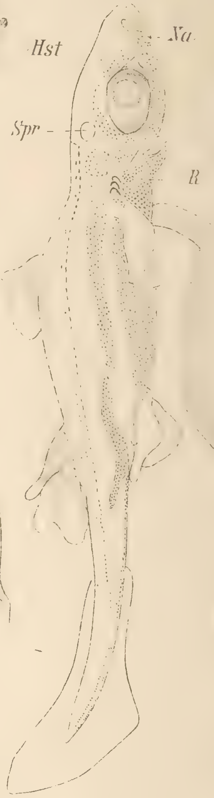


Fig. 7a

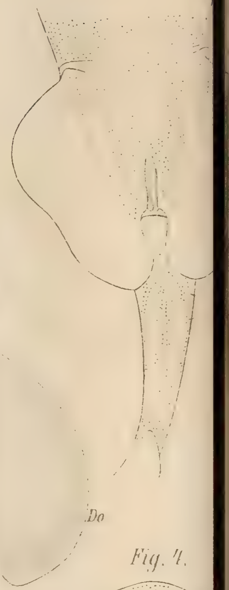


Fig. 6.

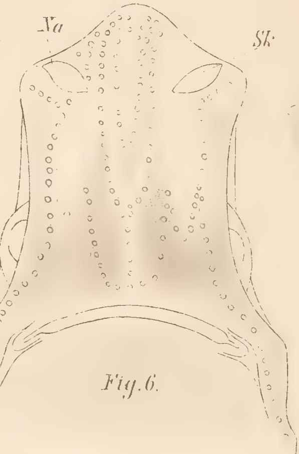


Fig. 4.

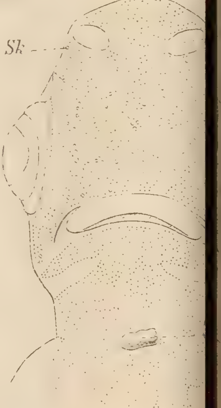


Fig. 5.

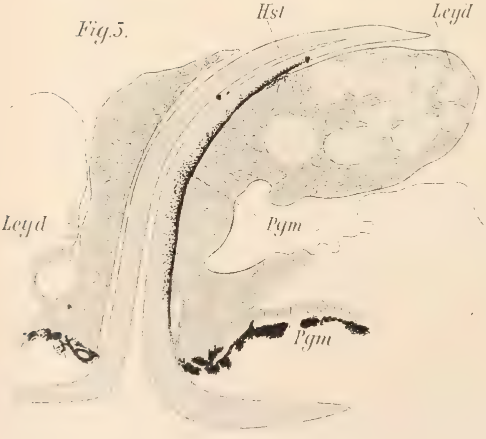

Hst
Leyd
Leyd
Pgm
Pgm

Fig. 10.

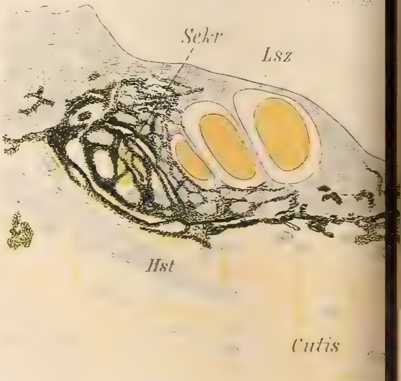

Sekr
Lsz
Hst
Cutis

Fig. 8.

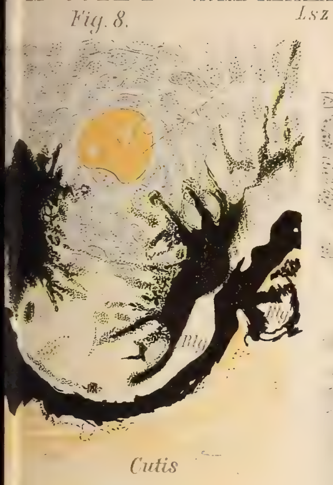

Lsz
Blg
Blg
Cutis

Fig. 11.

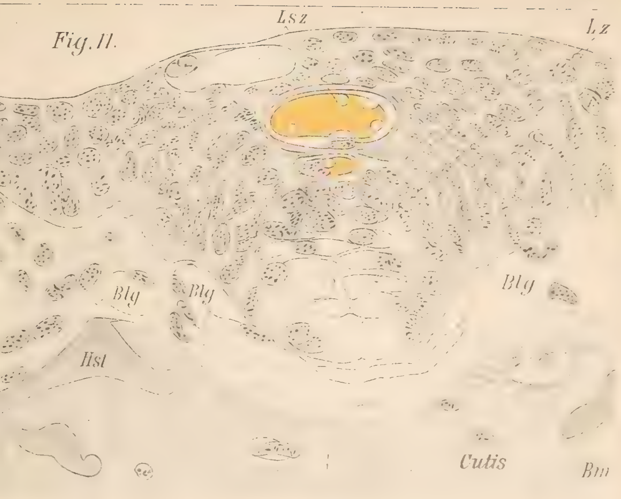
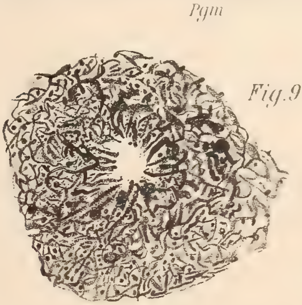
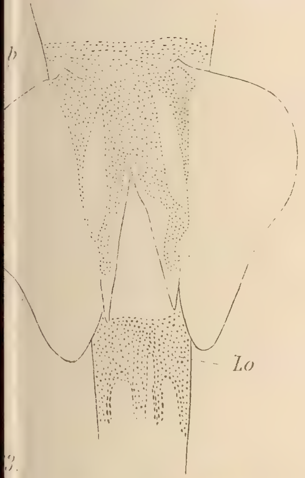

Lsz
Lz
Blg
Blg
Blg
Hst
Cutis
Bm

Fig. 9.





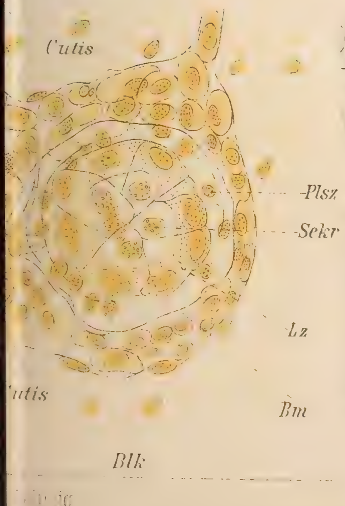

Cutis
Plsz
Sekr
Lz
utis
Bm
Blk

Fig. 12.

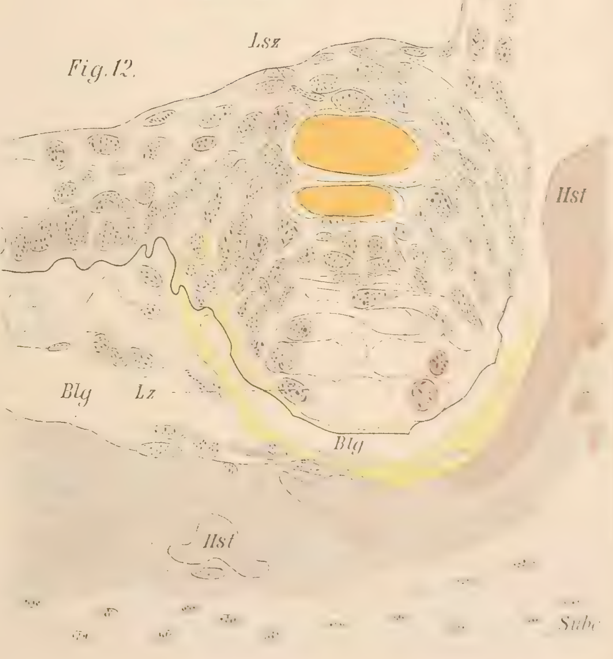

Lsz
Hst
Blg
Lz
Blg
Hst
Subc

Fig. 2.

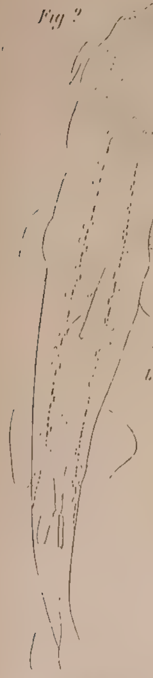


Fig. 1.

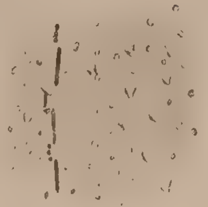


Fig. 6.

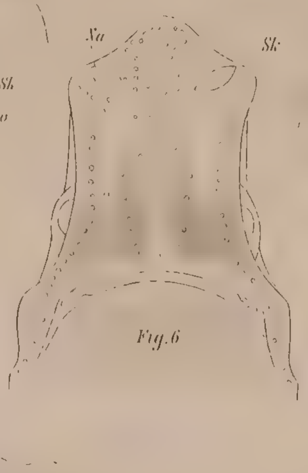


Fig. 3.

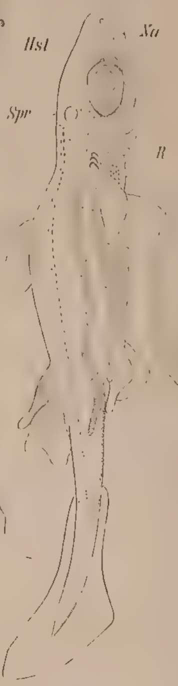


Fig. 7a.

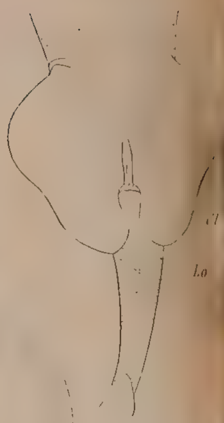


Fig. 4.

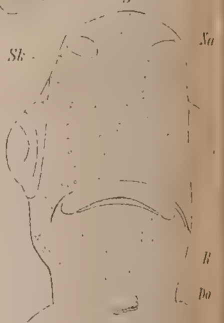


Fig. 5.

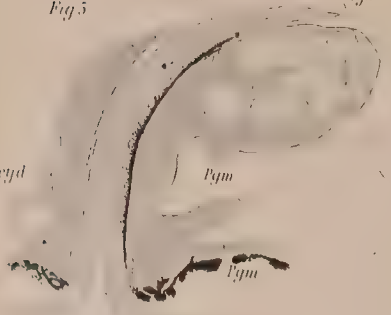

Hst
Legd
Legd
Pgm
Pgm

Fig. 10.

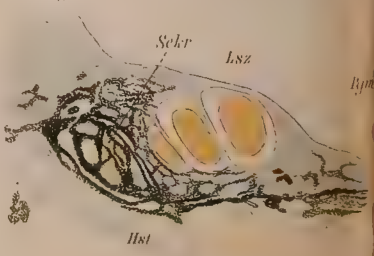

Sekr
Lsz
Pgm
Hst
Cutis

Fig. 8.

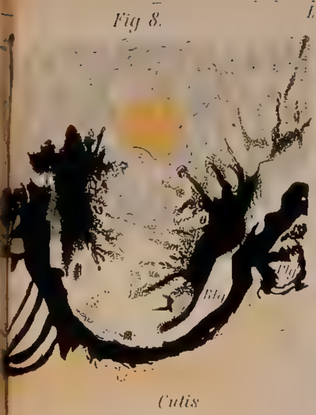

Lsz
Blg
Cutis

Fig. 11.

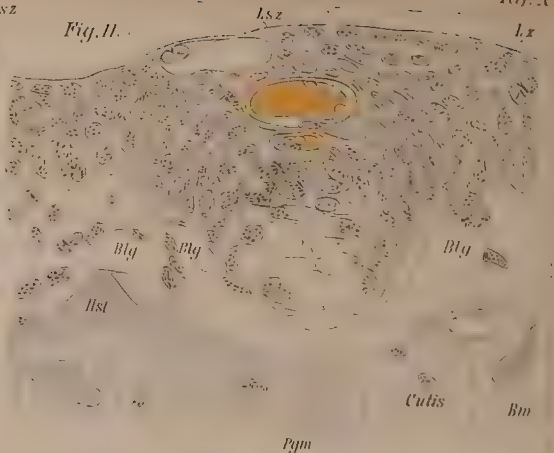

Lsz
Lz
Blg
Blg
Blg
Hst
Cutis
Bm
Pgm

Fig. 7b.

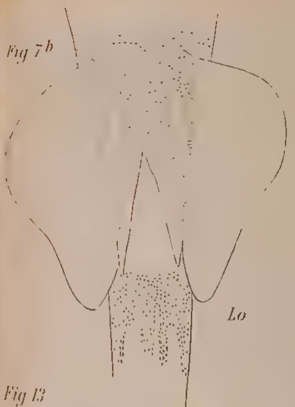


Fig. 9.

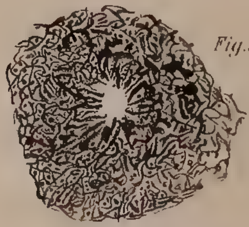


Fig. 13.

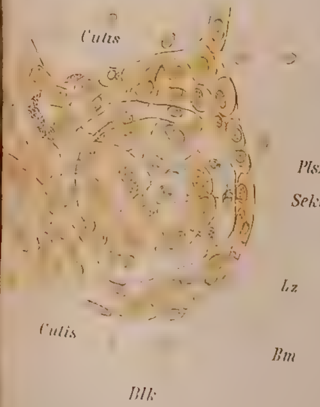

Cutis
Plsz
Sekr
Lz
Cutis
Bm
Blk

Fig. 12.

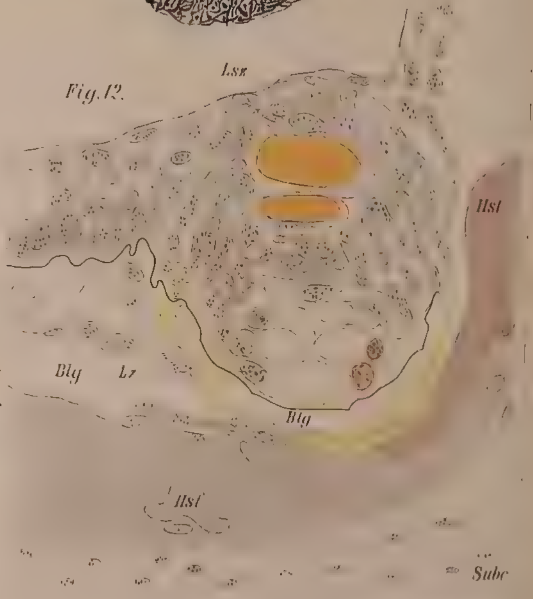

Lsz
Hst
Blg
Lz
Blg
Hst
Subc

Fig. 14.

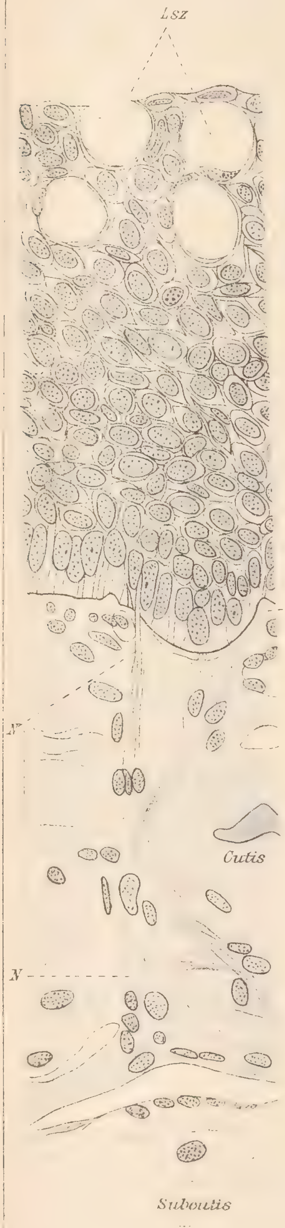
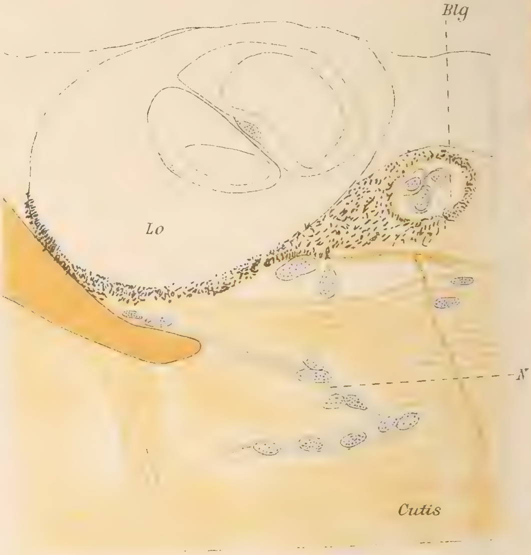

Lsz
Bm
N
Cutis
N
Subcutis

Fig. 15.


Blg
Lo
N
Cutis

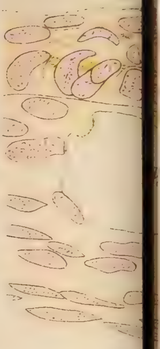


Fig. 20a.

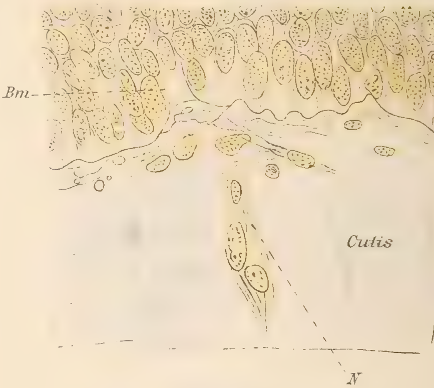


Fig. 19a.

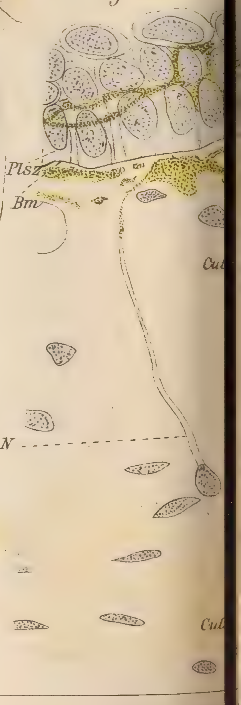
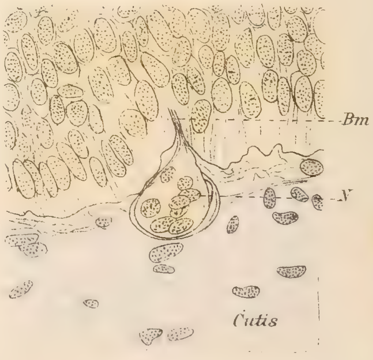

Plsz
Bm
Cu
N
Cu

Fig. 20b.



Verlag v. Will

Bm
Blg
Cutis

Fig. 17.

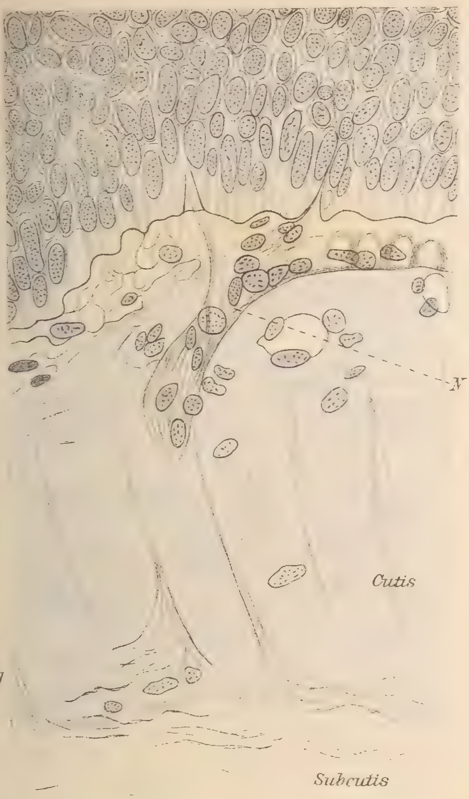
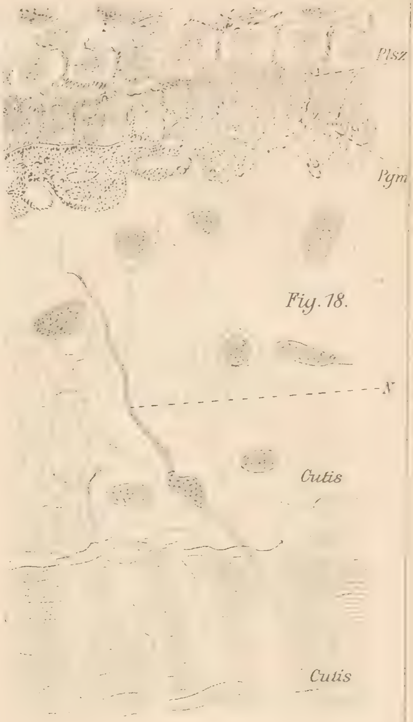

N
Cutis
Subcutis

Fig. 18.


Plsz
Pgm
N
Cutis
Cutis

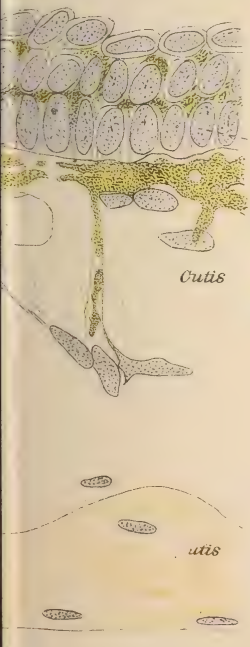
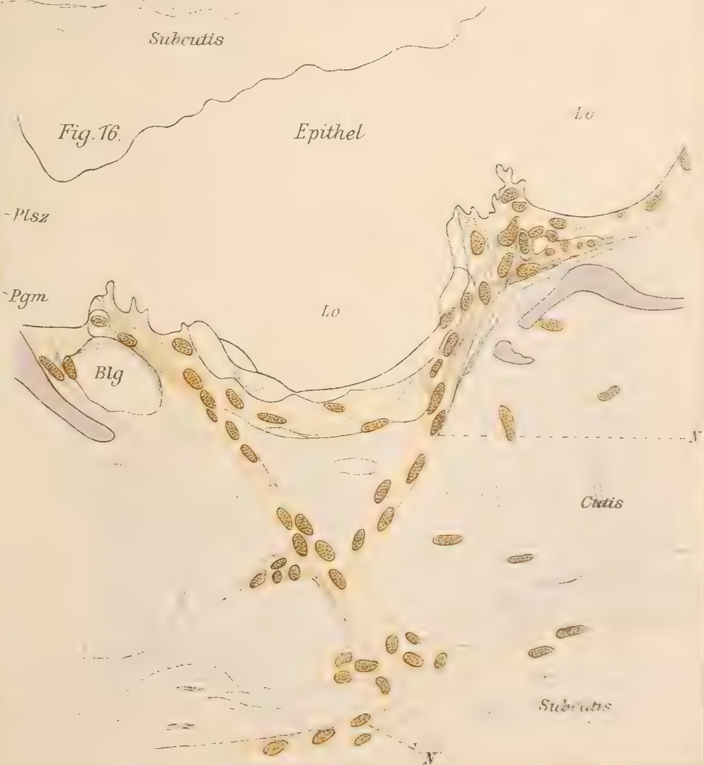

Plsz
Pgm
Cutis
utis

Fig. 16.


Epithel
Lo
Lo
Blg
N
Cutis
Subcutis
N

pzig.

Fig. 14.

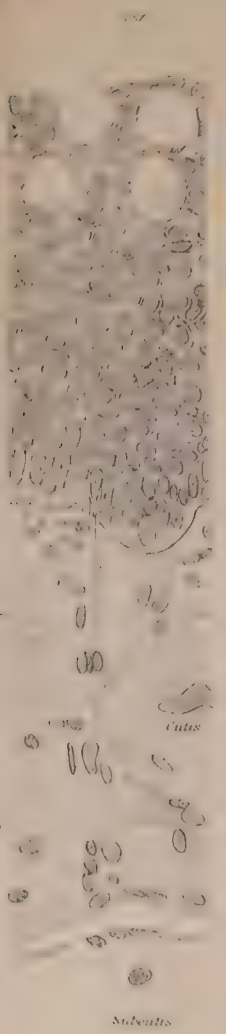
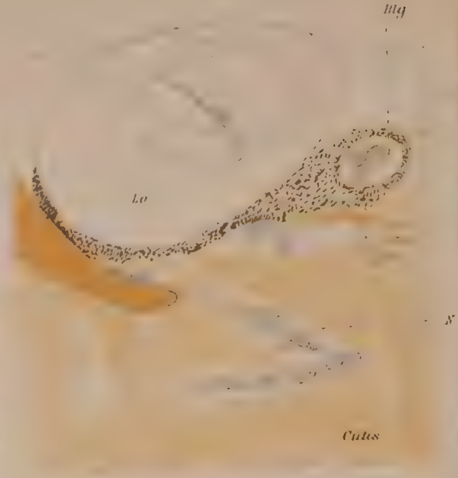

Bm
Cutis
Subcutis

Fig. 15.


Blg
Lo
N
Cutis

Fig

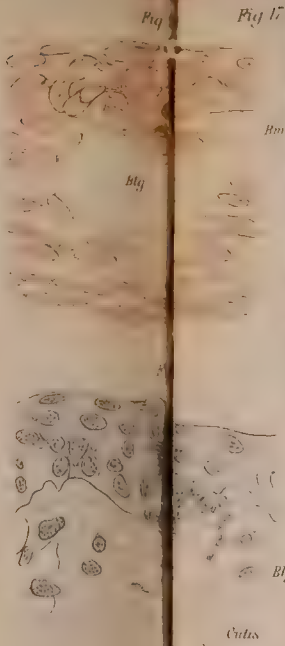

Bm
Blg
Blg
Cutis

Fig. 17.

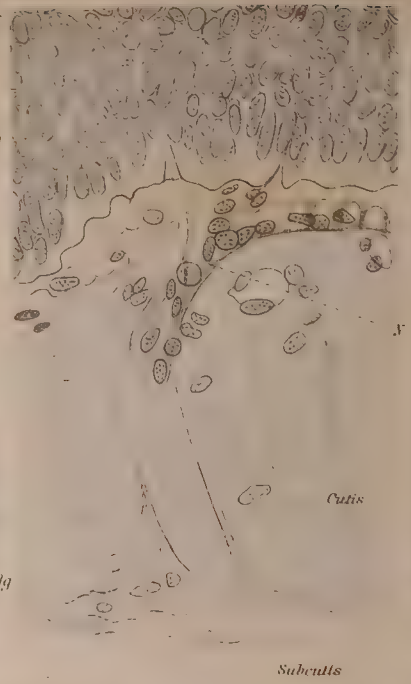

N
Cutis
Subcutis

Fig. 18.

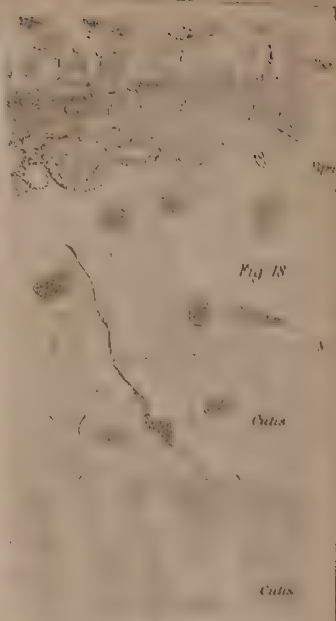

Cutis
Cutis

Fig. 20a

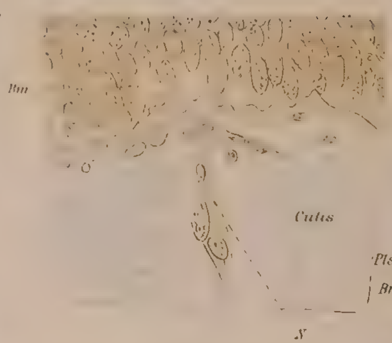


Fig. 20b

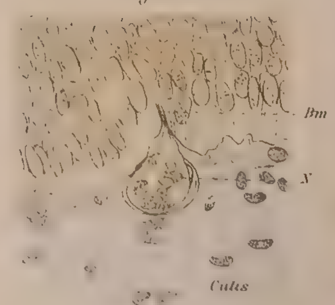


Fig. 19a

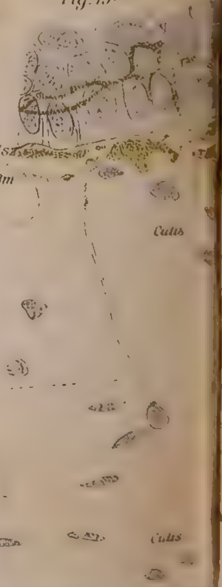

Plsz
Bm
Cutis
Cutis

Fig. 19b

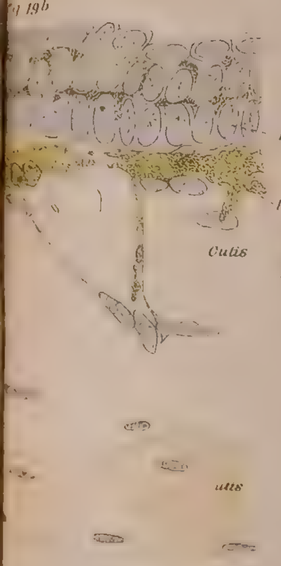
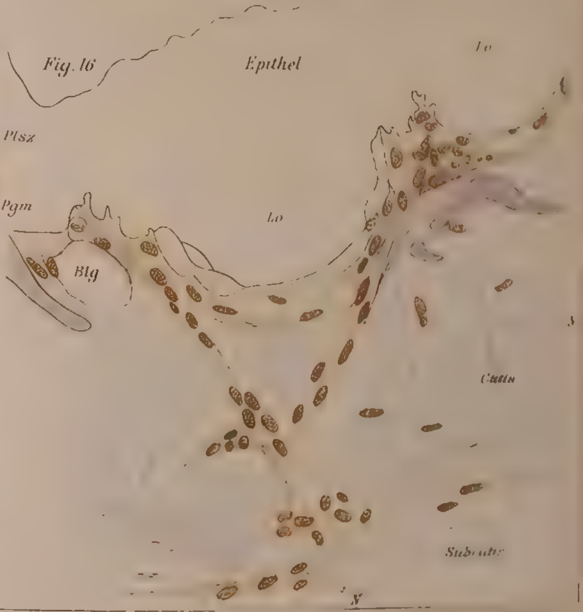
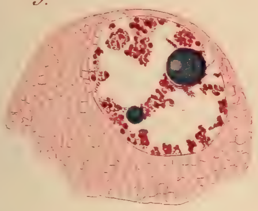

Lz
Plsz
Pgm
Cutis
utis

Fig. 16.

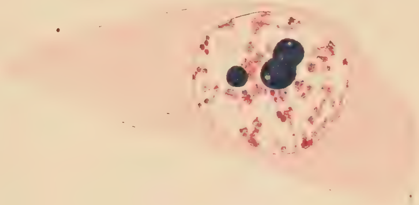

Epithel
Lo
Lo
Blg
Cutis
Subcutis
N

Wilhelm [illegible]

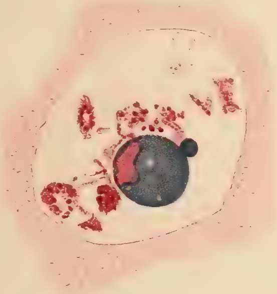
9.



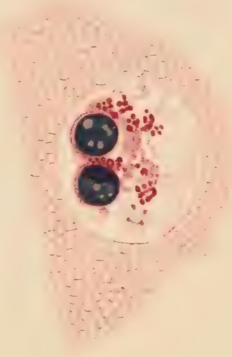
10.



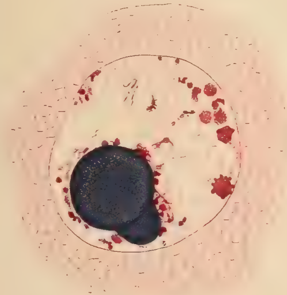
12.



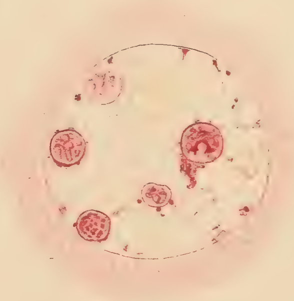
11.



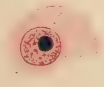
23.



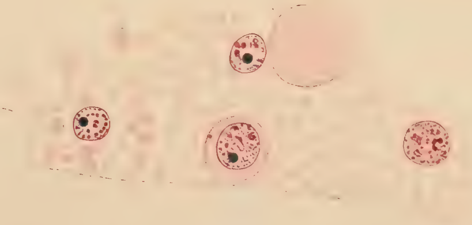
24.



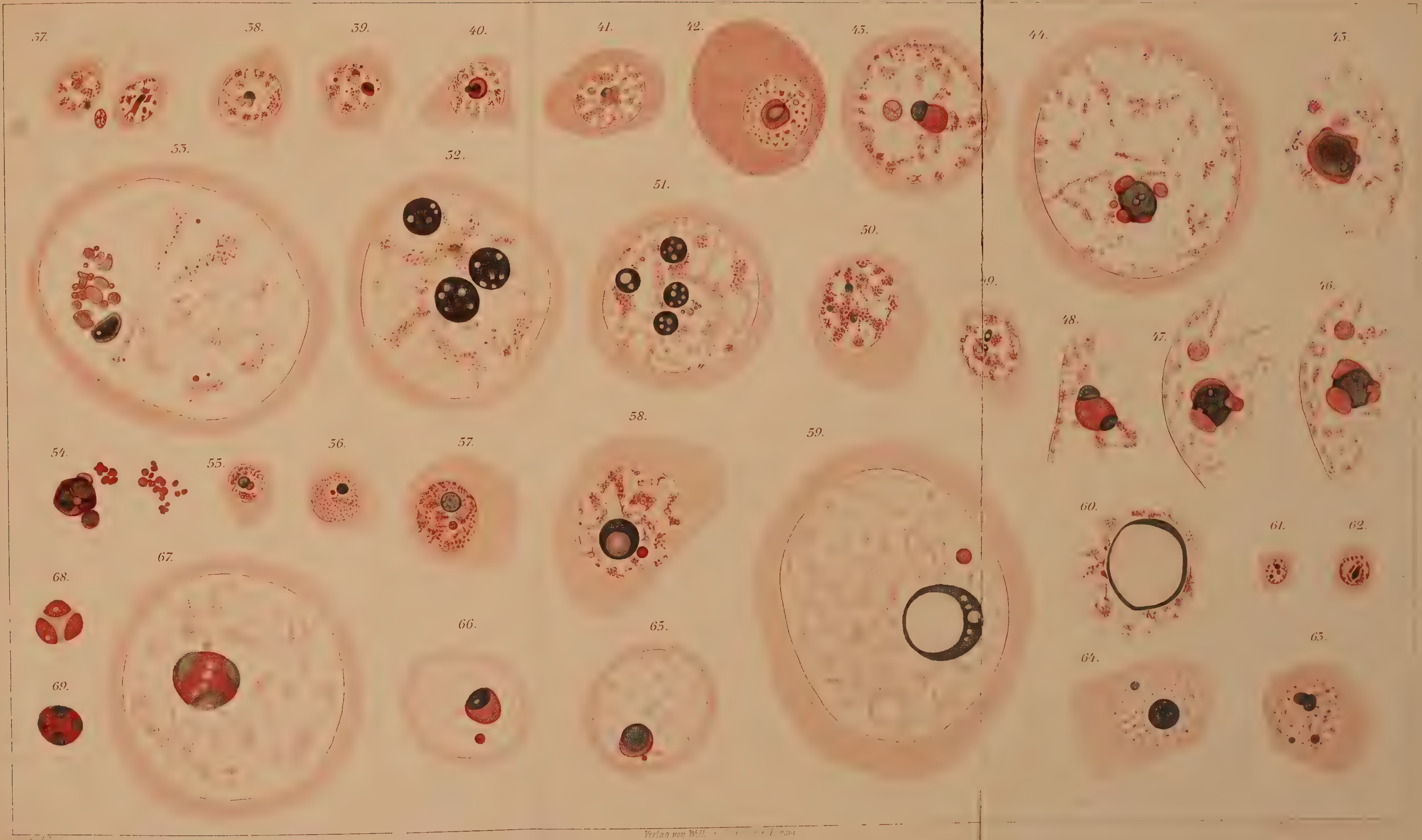
28.



27.



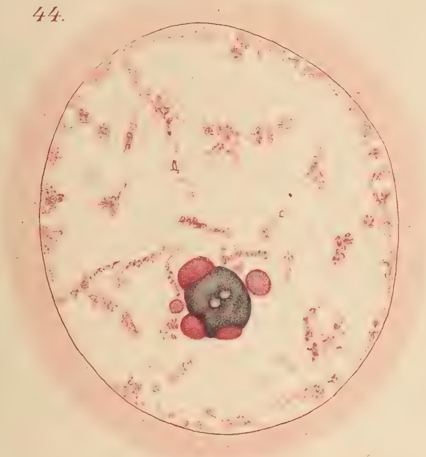
[illegible]


37.
38.
39.
40.
41.
42.
43.
44.
45.
53.
52.
51.
50.
49.
48.
47.
46.
54.
55.
56.
57.
58.
59.
60.
61.
62.
68.
67.
66.
65.
64.
63.
69.

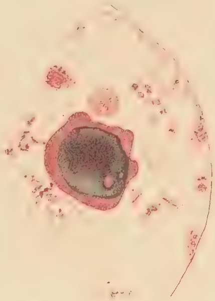
Verlag von Wil

37.

44.

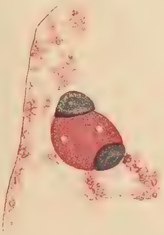


45.

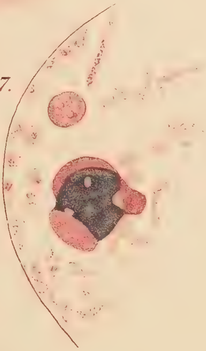


49.

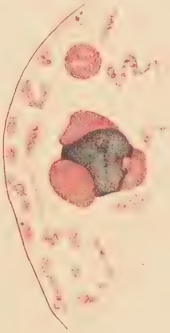
48.



47.

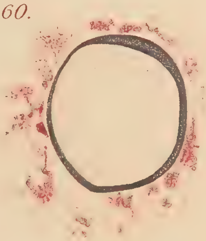


46.

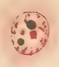


54.

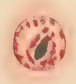
60.



61.

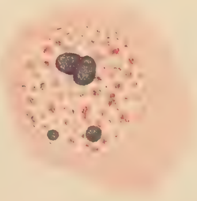


62.



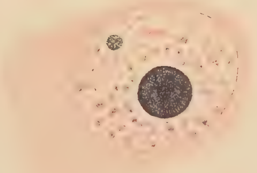
68.

63.

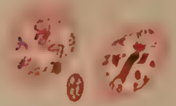


69.

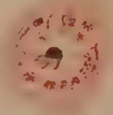
64.



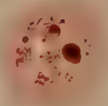
37.



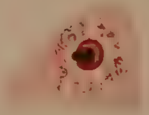
38.



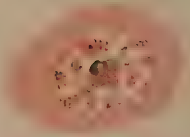
39.



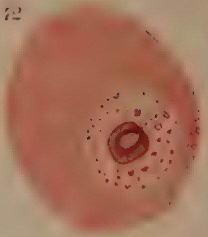
40.



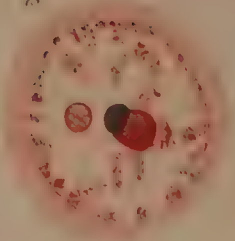
41.



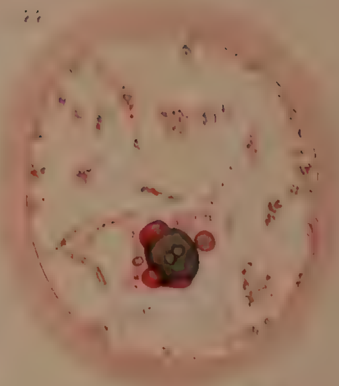
42.



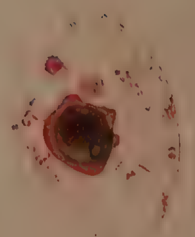
43.



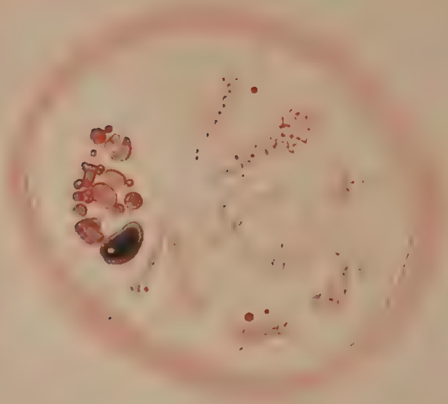
44.



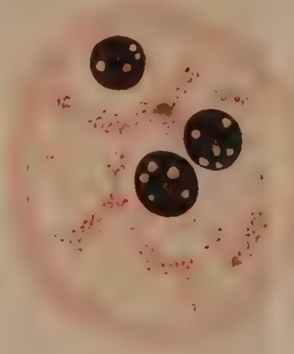
45.



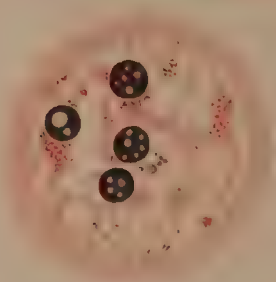
53.



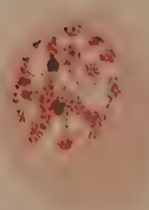
52.



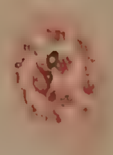
51.



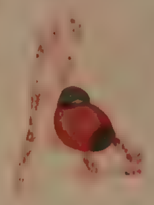
50.



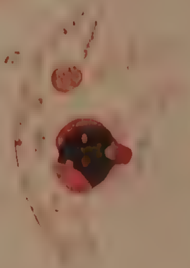
49.



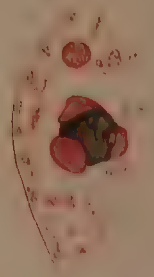
48.



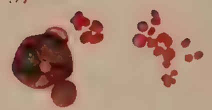
47.



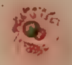
46.



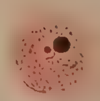
54.



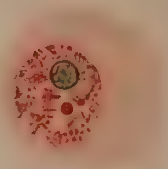
55.



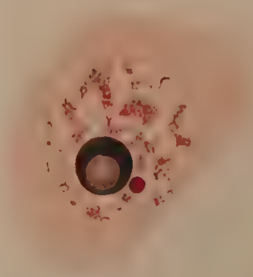
56.



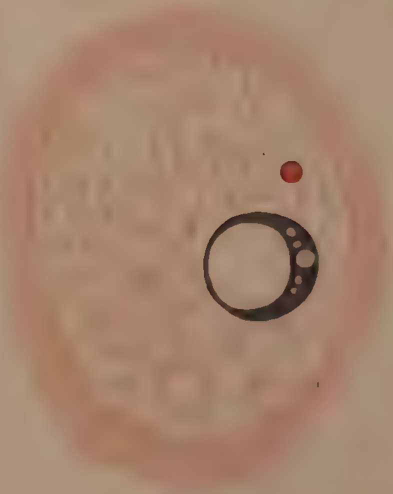
57.



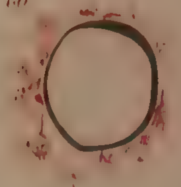
58.



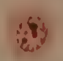
59.



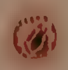
60.



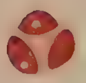
61.



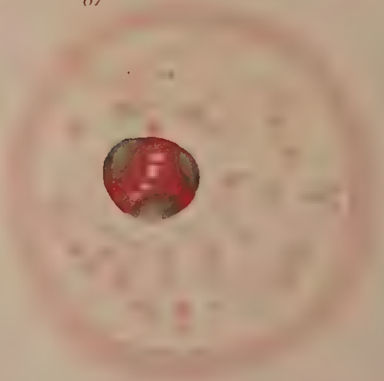
62.



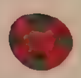
68.



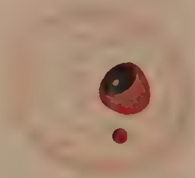
67.



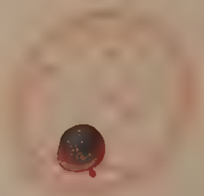
69.



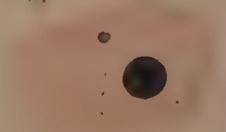
66.



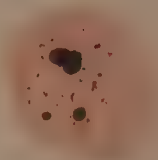
65.



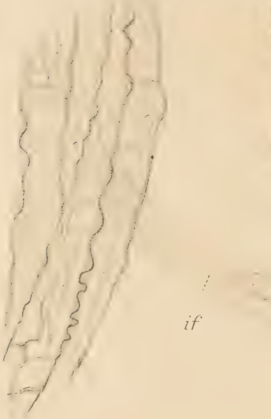
64.



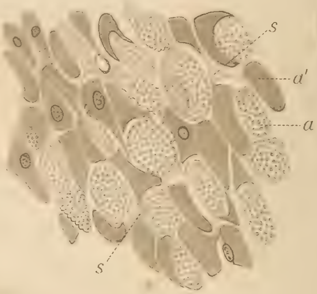
63.



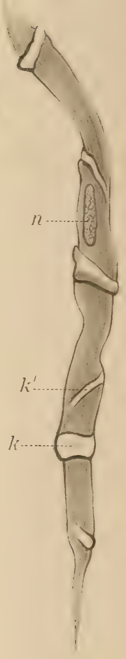
1.



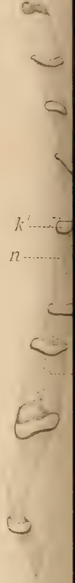
6.



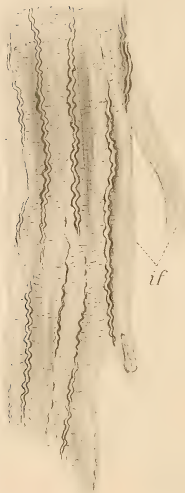
4.



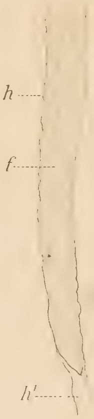
5.



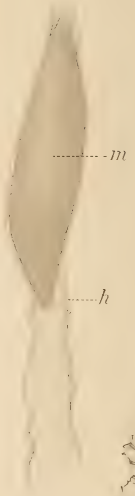
2.



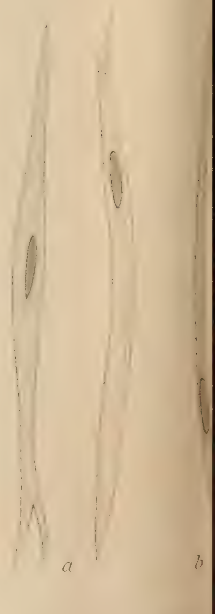
3.



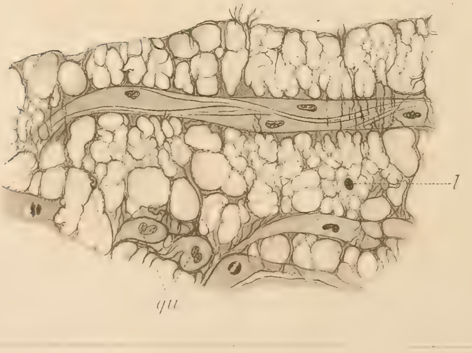
8.



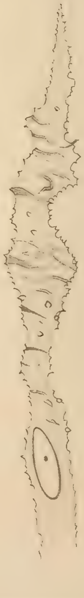
12.



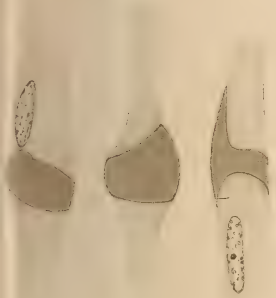
14.



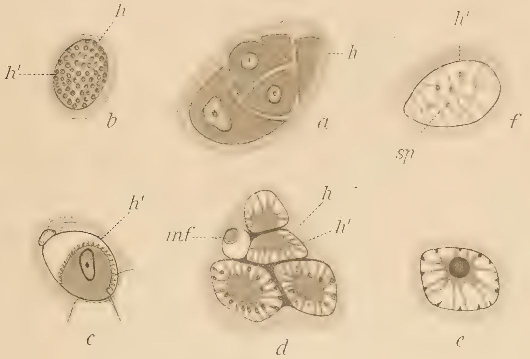
9.



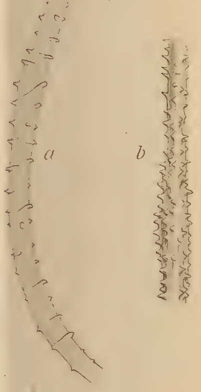
7.



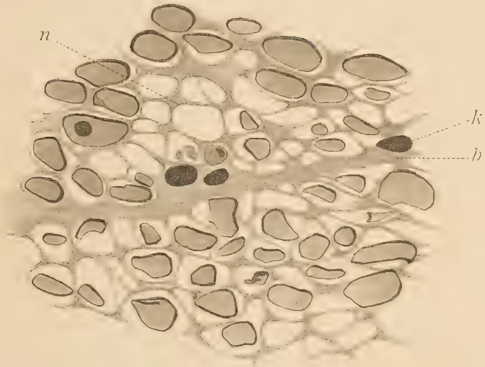
16.


h
h'
b
h
a
h'
f
sp
h'
c
mf
h
h'
d
e

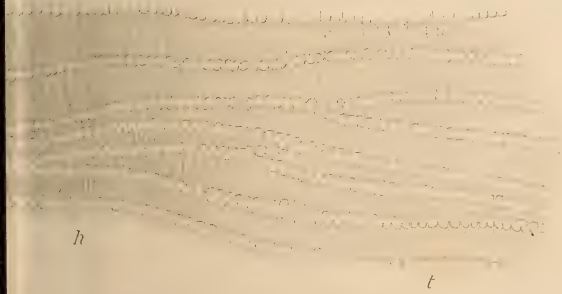
10.



17.

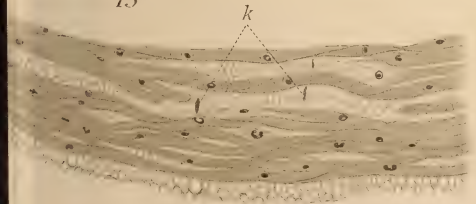


11.



15.A

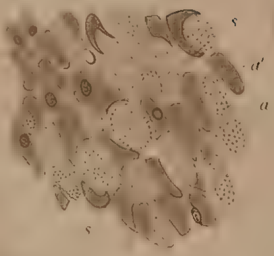
13



15.B

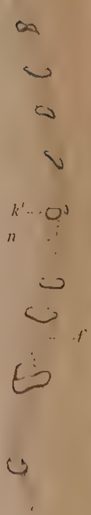
1.

6.



4.

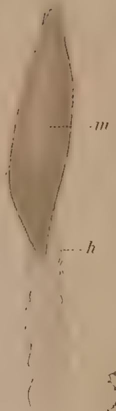
5.



2.

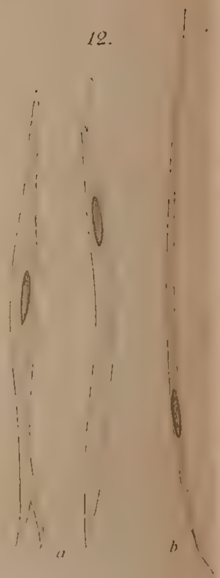
3.

8.

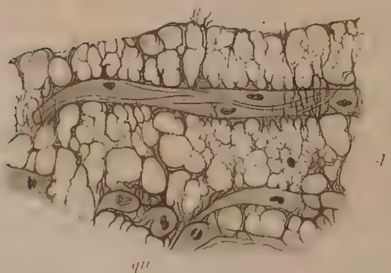


9.

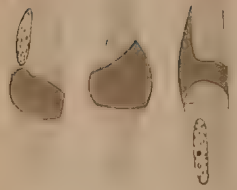
12.



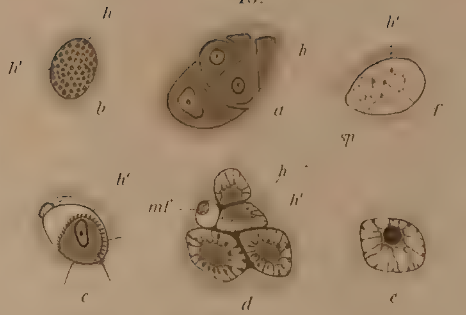
14.



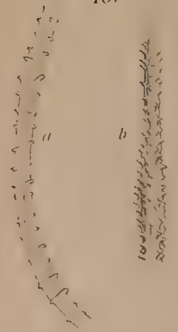
7.



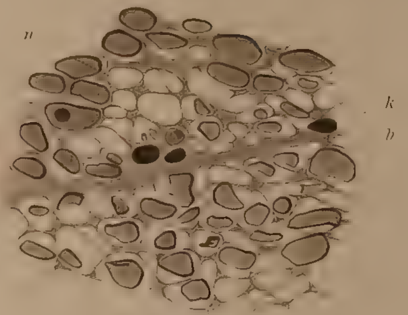
16.


h
h'
b
h
a
h'
f
sp
h'
c
mf
h
h'
d
c

10.



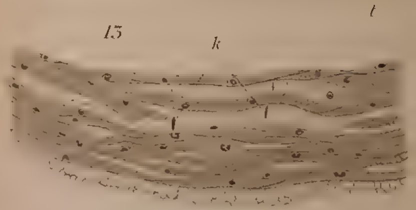
17.



11.

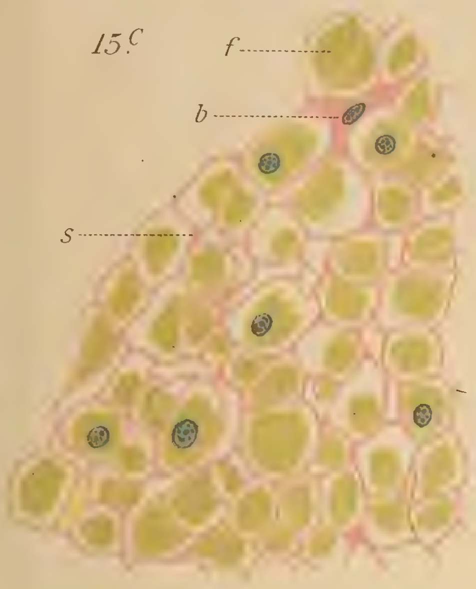
15.A

13.

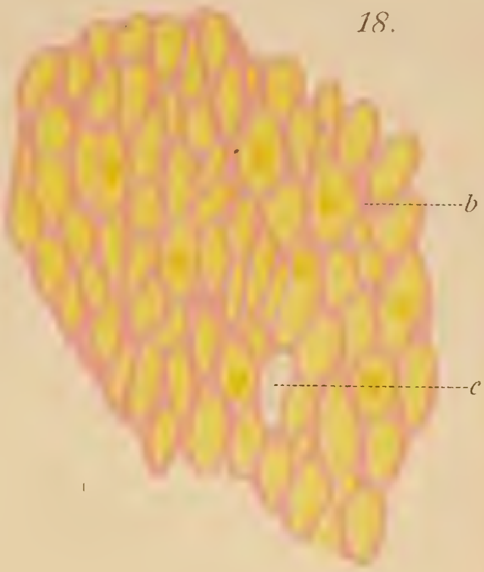


15.B

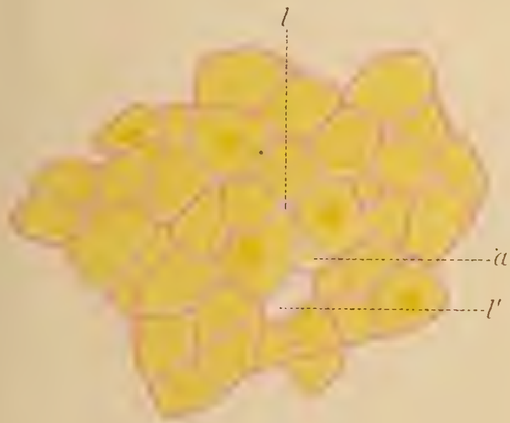
15c.



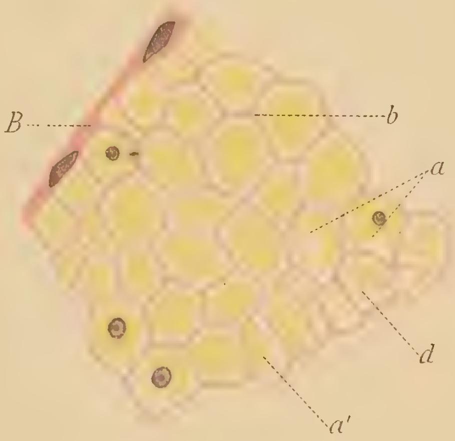
18.



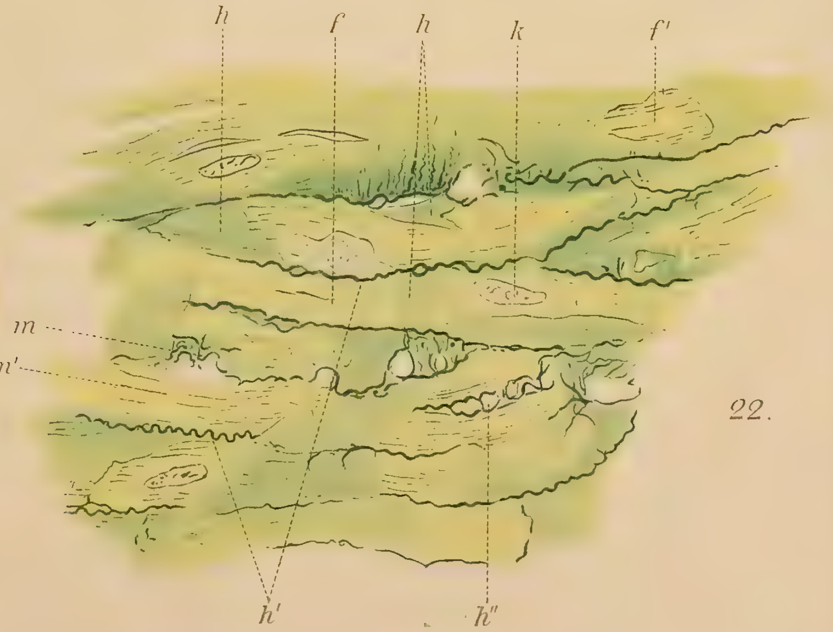
19.



21.

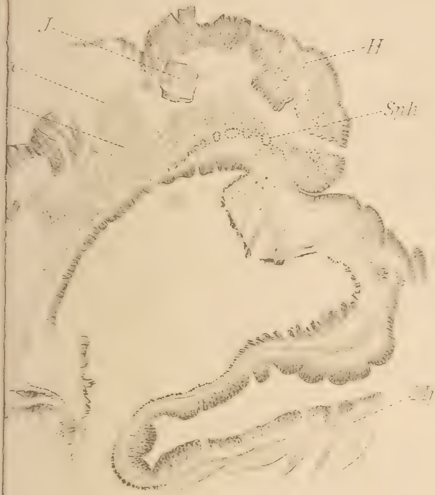


20.

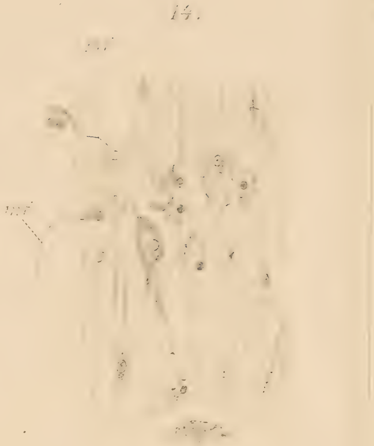


22.

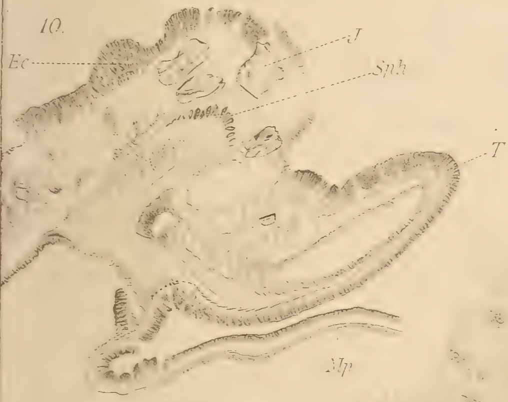
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

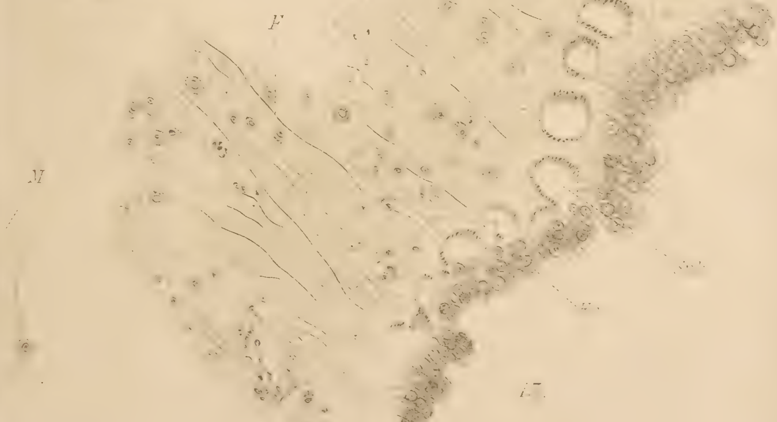


14.



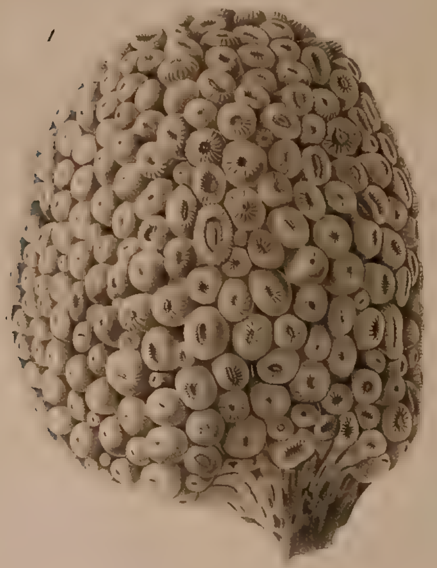
10.



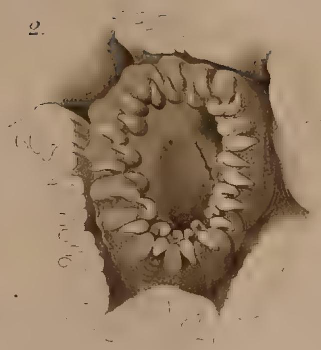


17.

1.



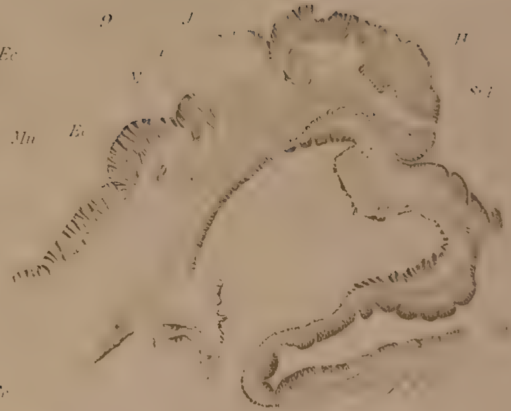
2.



11.

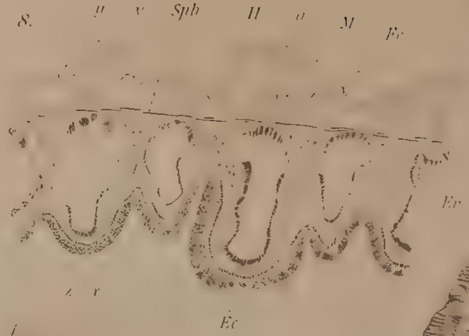
Z
Ec
Mu
Ec
M
En

9.

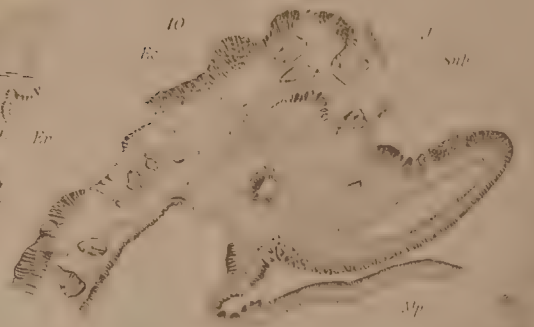


6.

8.

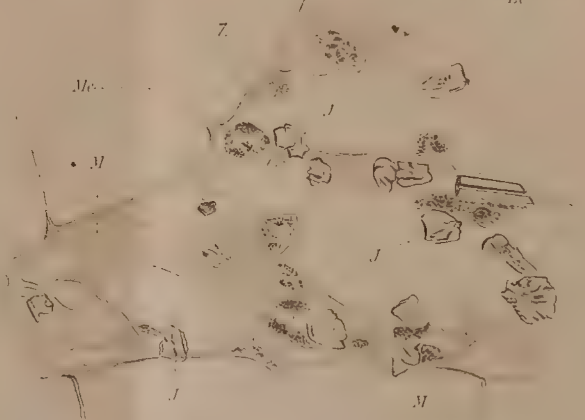

H
v
Sph
H
v
M
Ec
Er
Ec

10

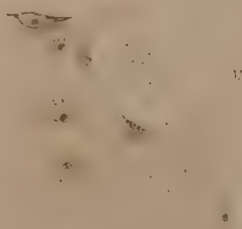


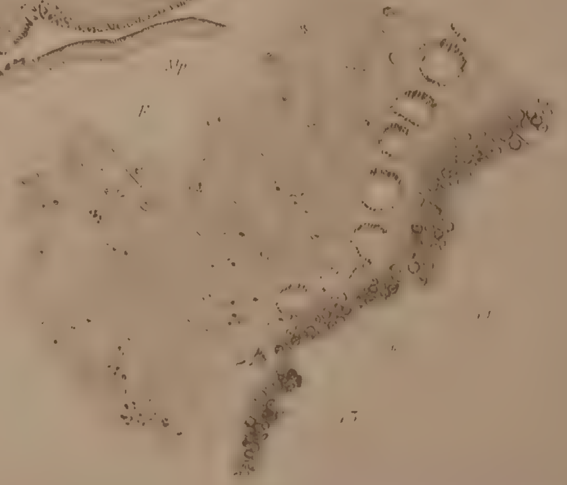
3.

7.

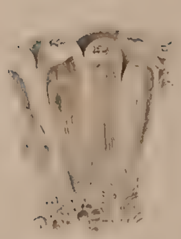


12

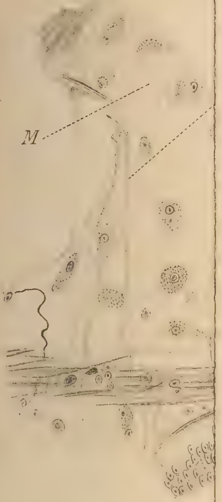




4



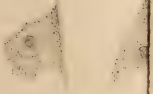
5.



16.

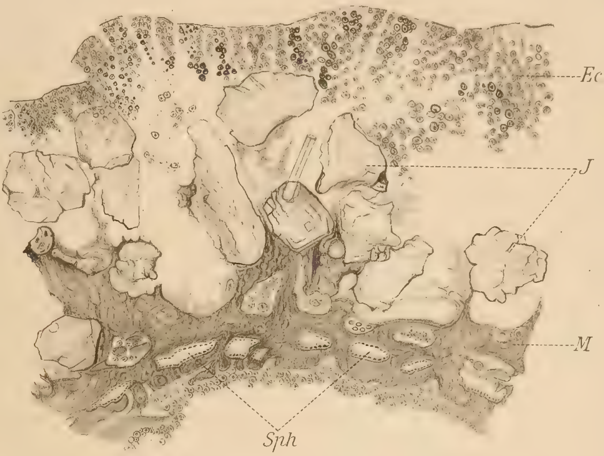
1

19.

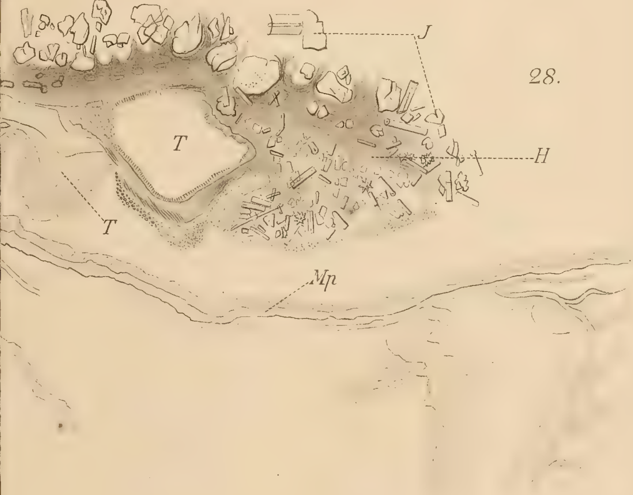


21.

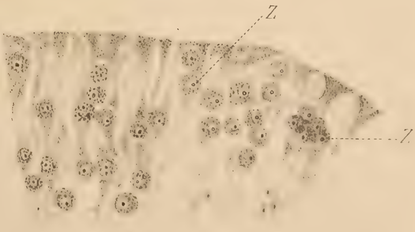
27.



28.



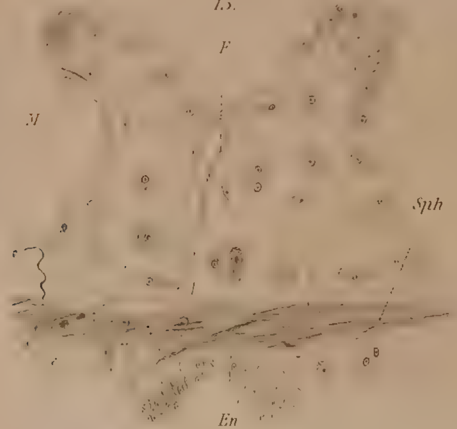
29.



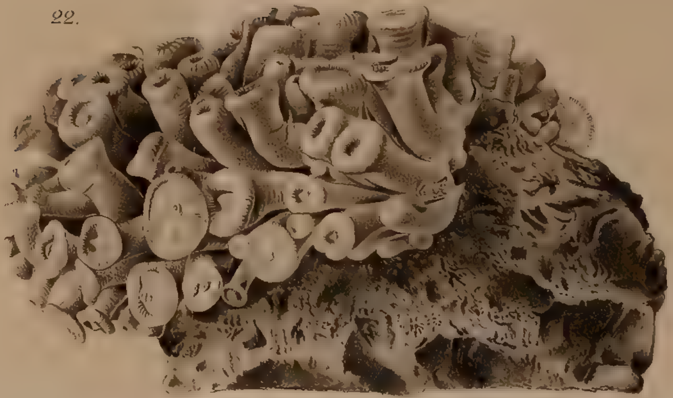
utor del.

Lith. Anst. v. [illegible]

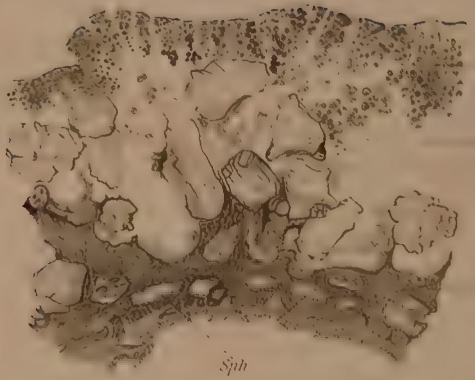
15.



22.



27.

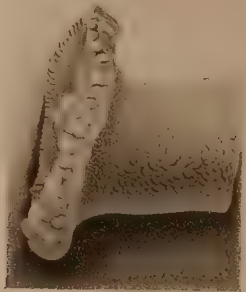


16.

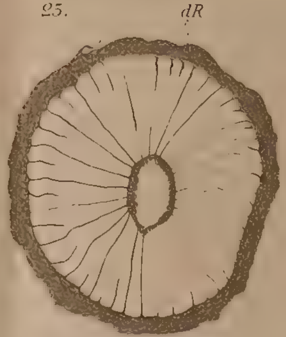
17.

18.

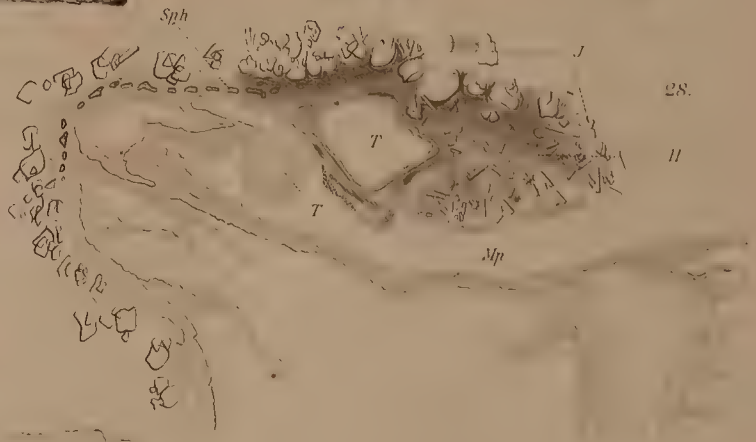
23.



25.

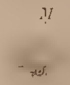


28.



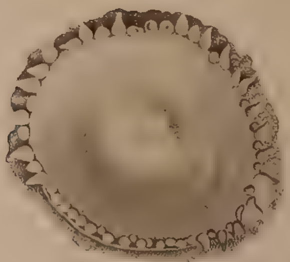
19.

20.

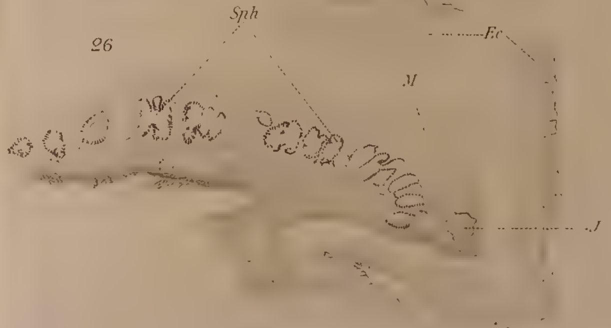


21

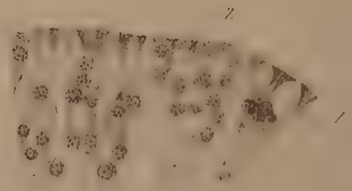
24.



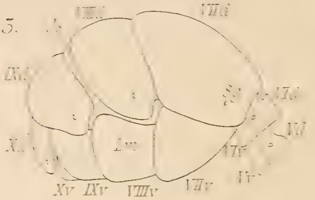
26



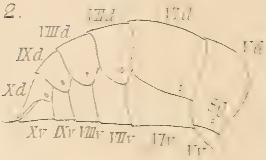
29



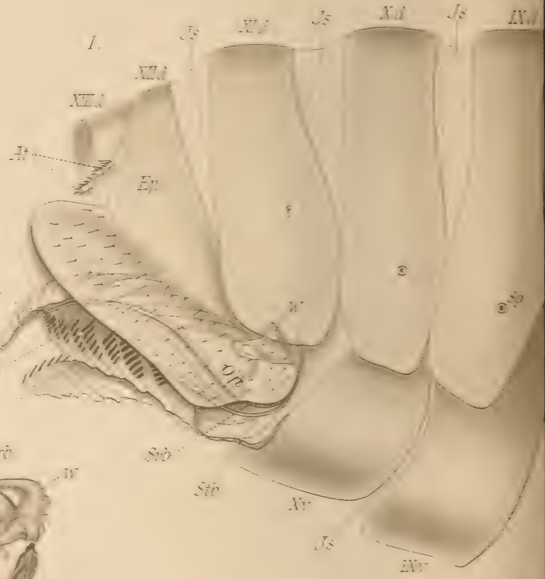
3.


Js
VIIId
VIId
IXd
Sg
XId
XId
X
Lm
XIv
Xv
IXv
VIIIv
VIIv
Vv

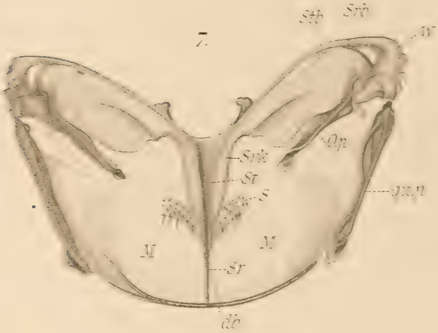
2.


VIIId
VIId
VId
IXd
Xd
Sg
Xv
IXv
VIIIv
VIIv
VIv
Vv

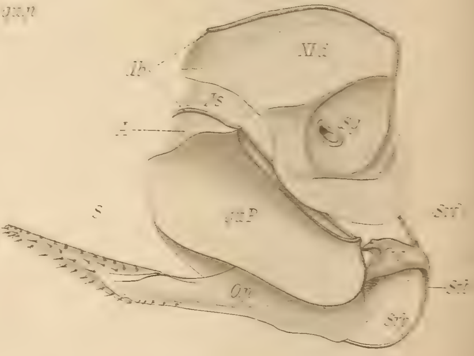
1.


Js
XId
Js
Xd
Js
IXd
XIId
XIIId
At
Ep
Sr
St
M
Op
Sp
Srb
Stb
Xv
Js
IXv

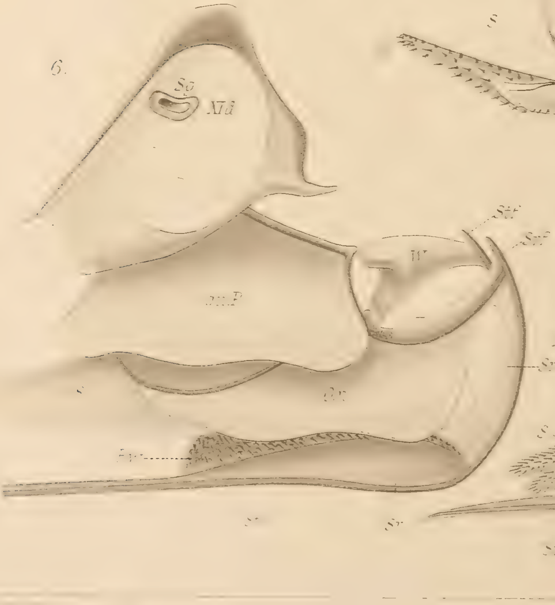
7.


Stb
Srb
W
Op
Srk
St
S
gn.p
M
M
Sr
db

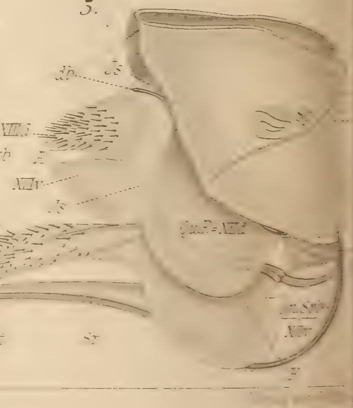
4.


db
XId
Js
Sg
A
S
gn.P
Srf
Stb
Op
Srb

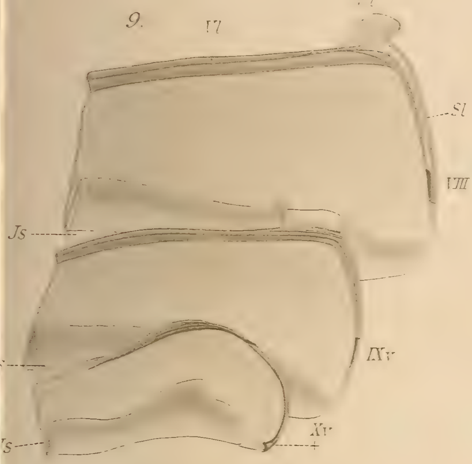
6.


Sg
XId
Stf
Srf
W
gn.P
Srb
Op
S
Sr

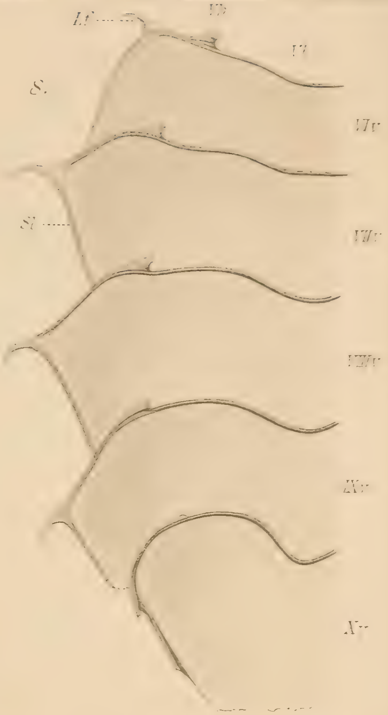
5.


db
Js
Sg
XIIId
A
XIIv
Js
S
gn.P=XIIId
Sr
St
Sr
gn.Srb
XIIIv
F

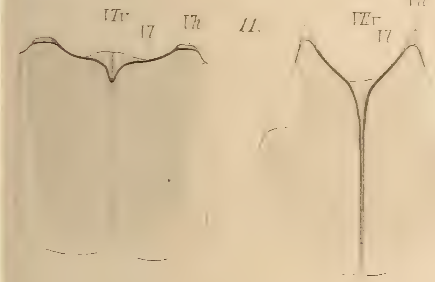
9.


Vh
Vl
Sl
VIII
Js
IXv
Xv
Js
+

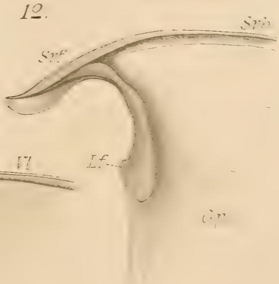
8.


Lf
Vh
Vl
VIv
Sl
VIIv
VIIIv
IXv
Xv

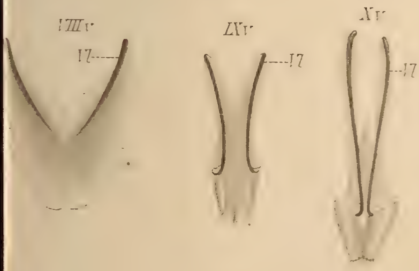
11.


VIv
Vl
Vh
VIIv
Vl
Vh

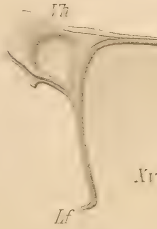
12.


Srb
Srf
Lf
Cp

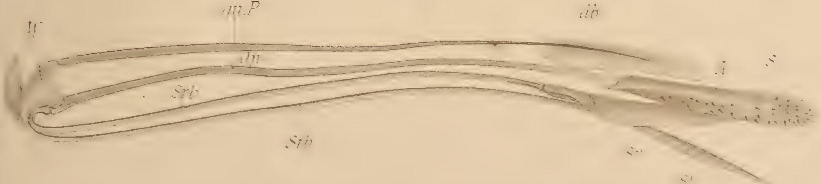
11.


VIIIv
Vl
IXv
Vl
Xv
Vl

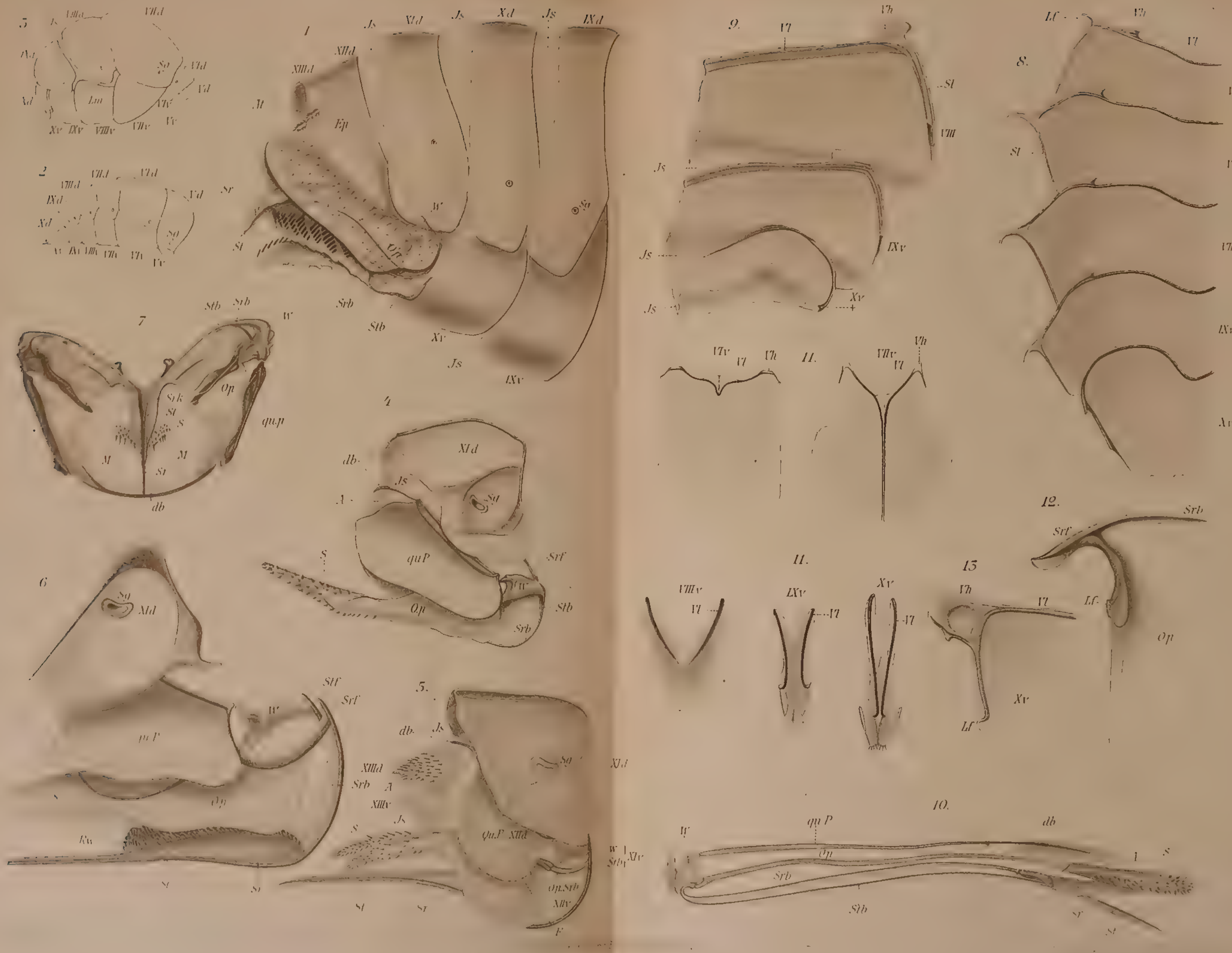
13



10.

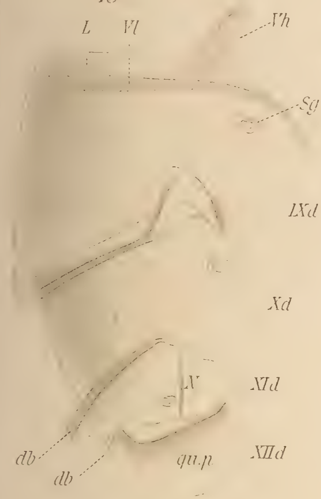

W
m.P
db
Op
Srb
Stb
S
S

Taf. XVIII.

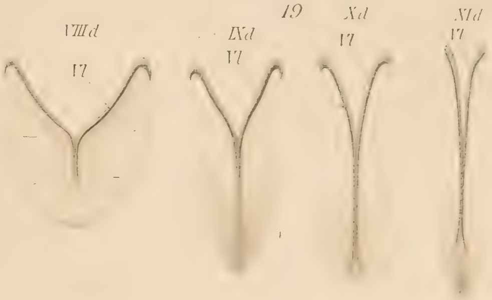


1
2
3
4
5.
6
7
8.
9.
10.
11.
11.
12.
13
Js
XId
Xd
IXd
XIId
XIIId
Mt
Ep
W
Sg
Op
St
Srb
Stb
Xv
IXv
VIIId
VIIIv
VIId
VId
Vd
IVd
Lm
VIIv
VIv
Vv
Sr
Srk
S
M
db
qu.p
A
quP
Srf
Stf
Km
XIIIv
XIIv
XIv
Qu.P
Op.Srb
F
Vh
Vl
VIII
Lf
VIIv
Xv
IXv
quP
Stb

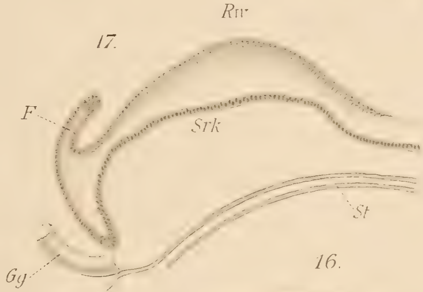
18.


L
Vl
Vh
Sg
IXd
Xd
X
XId
db
db
qu.p
XIId

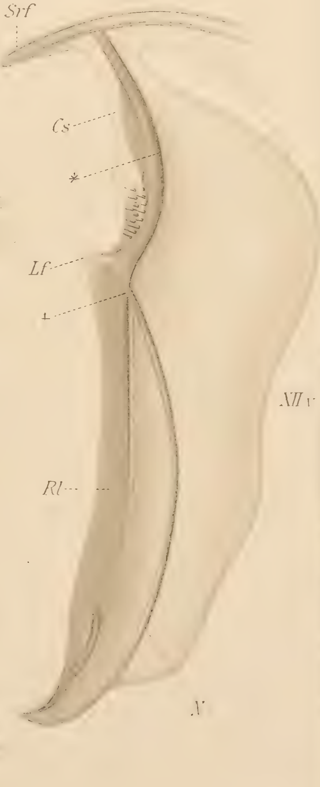
19.


VIIId
Vl
IXd
Vl
Xd
Vl
XId
Vl

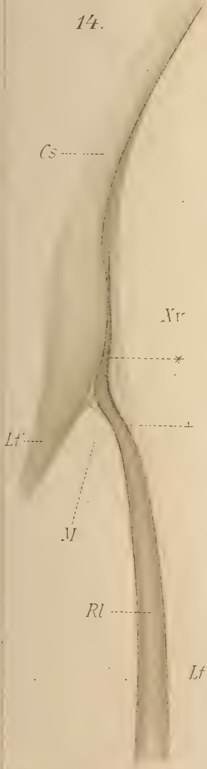
17.


Rw
F
Srk
St
Gg

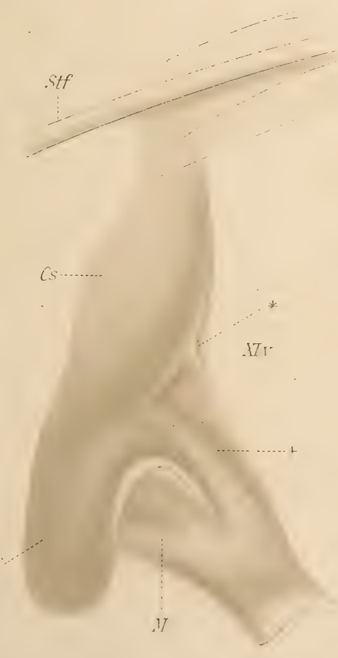
16.


Srf
Cs
*
Lf
+
XIIv
Rl
X

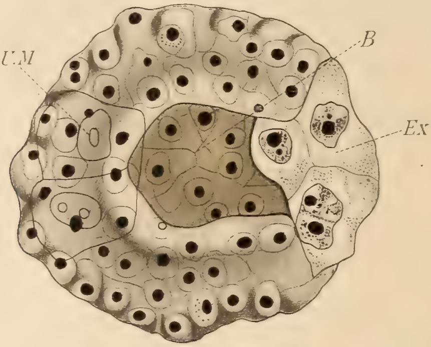
14.



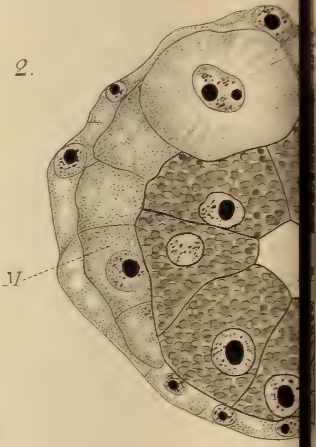
15.


Stf
Cs
*
XIv
+
Lf
M

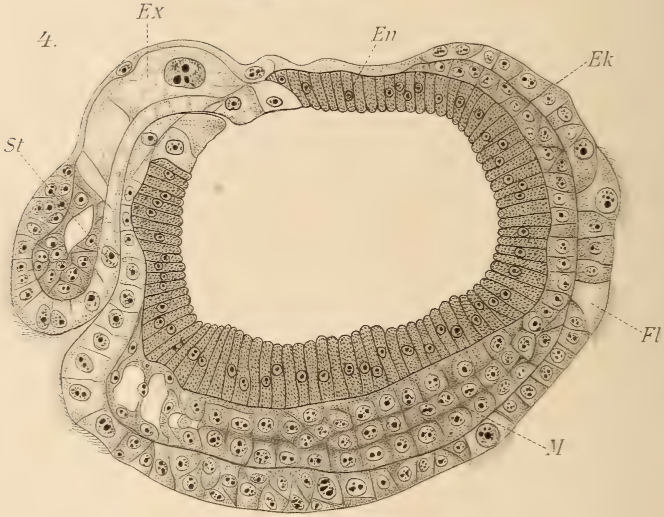
1.



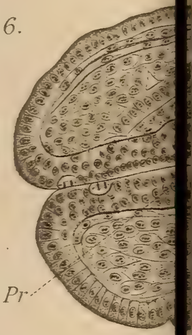
2.



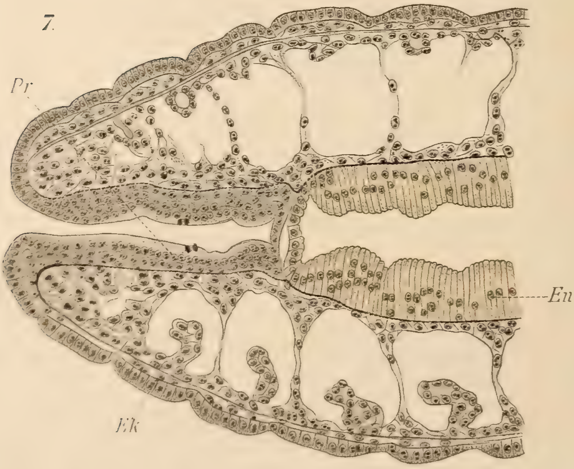
4.


Ex
En
Ek
St
Fl
M

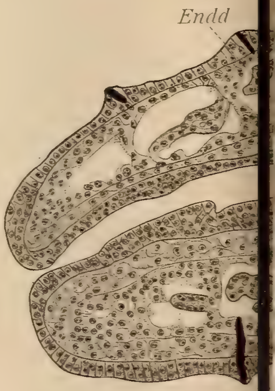
6.

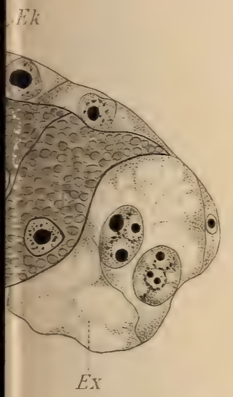


7.

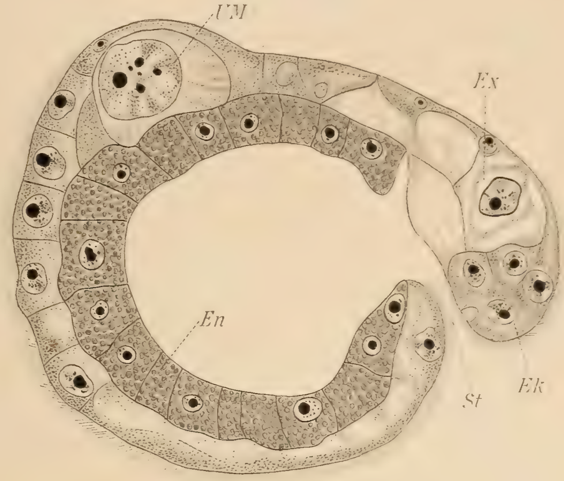


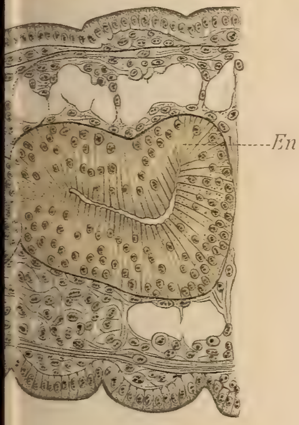
8.



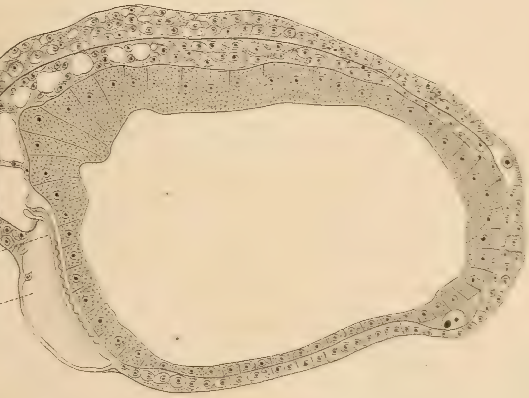


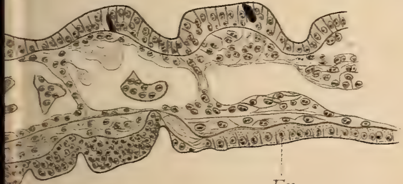
3.


UM
Ex
En
Ek
St

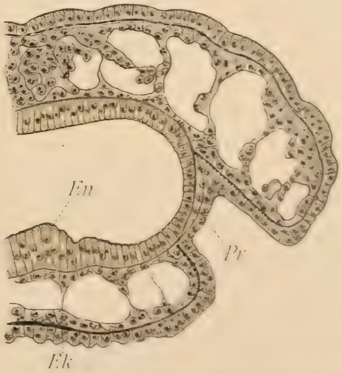


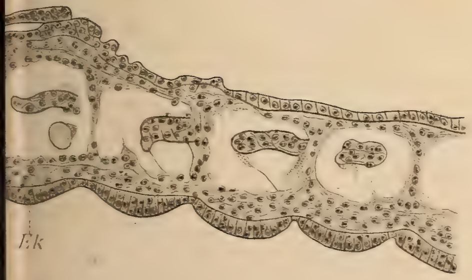
9.



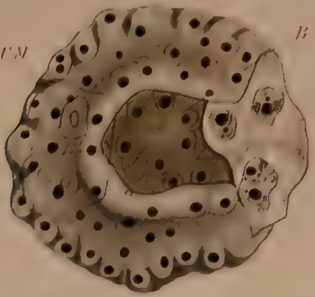


5.

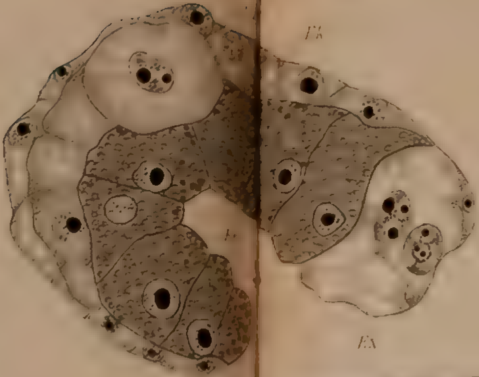




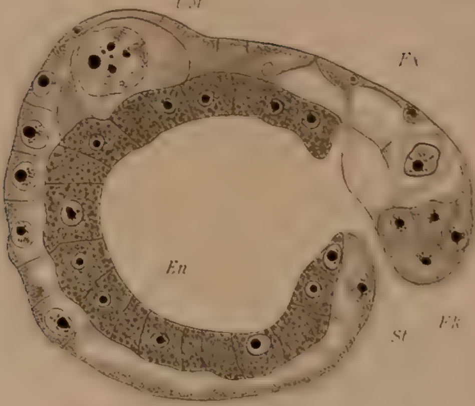
1


UM
B
Ex

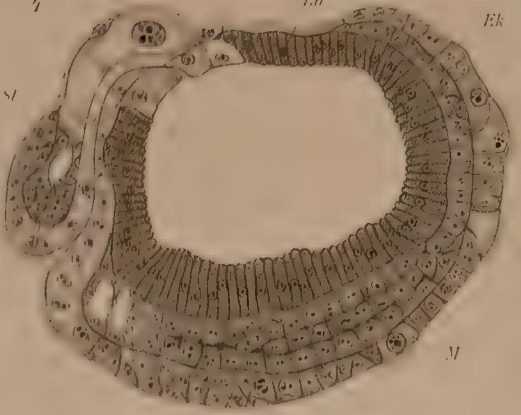
2


Ek
M
E
Ex

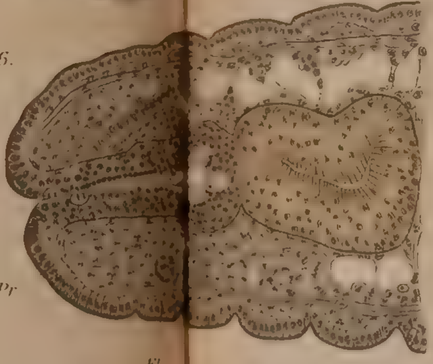
3


UM
Ex
En
St
Ek

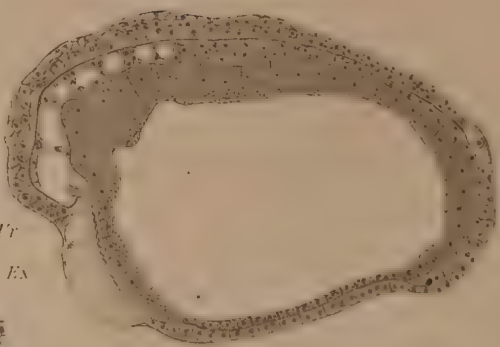
4


Ex
En
Ek
St
Fl
M

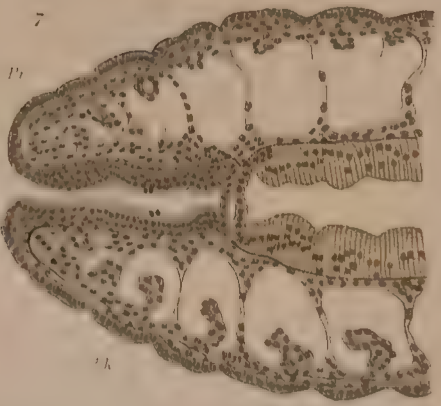
6.


En
Pr
Ek

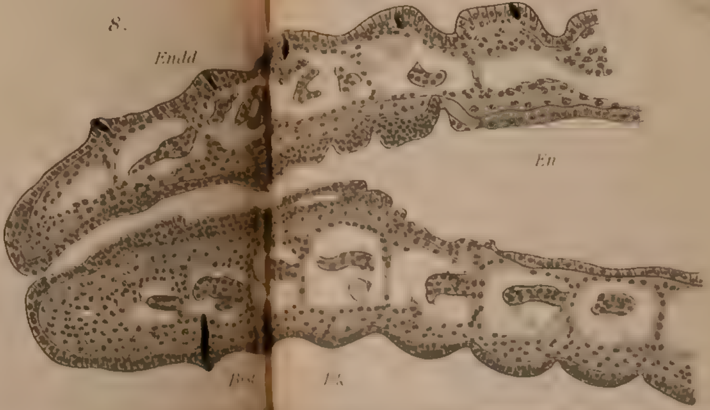
9.


Ur
Ex

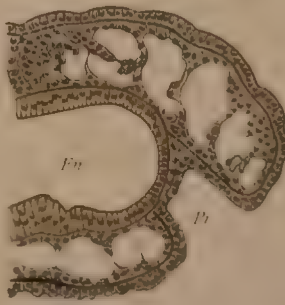
7


Pr
En
Ek

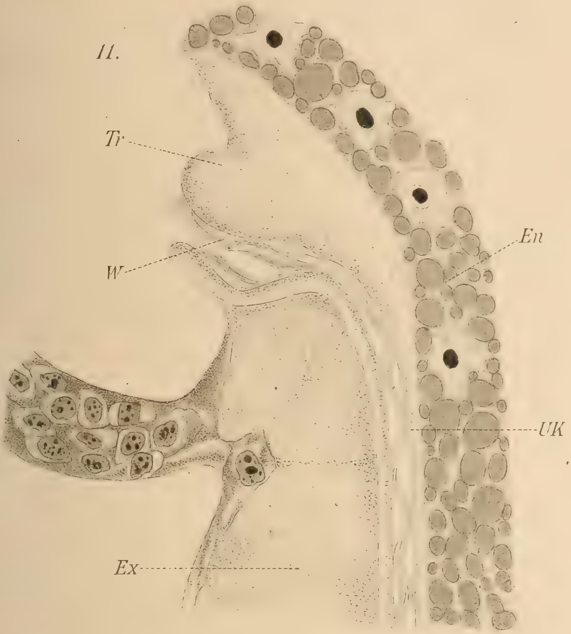
8.


Endd
En
Bst
Ek

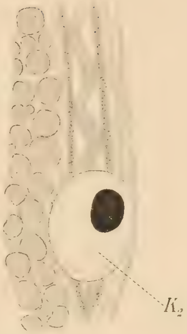
5


En
Pr
Ek

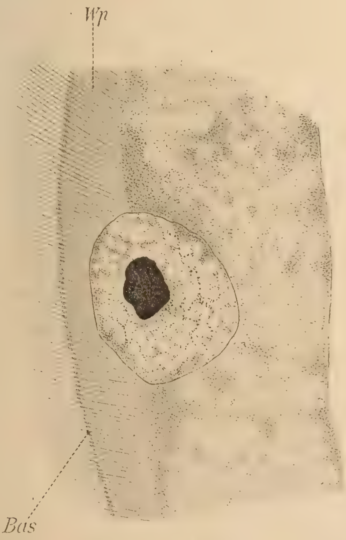
11.



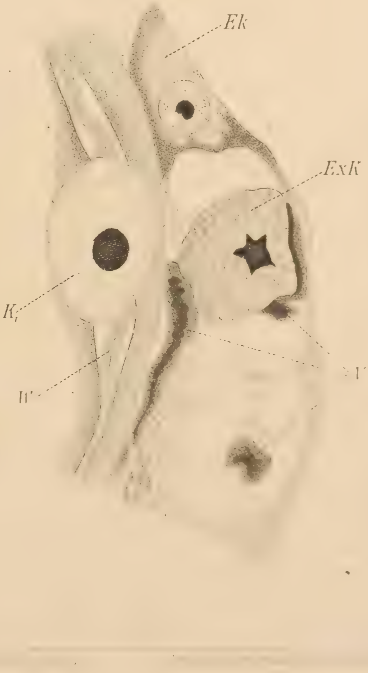
13.



10.



12.



R. W. Hoffmann gez.

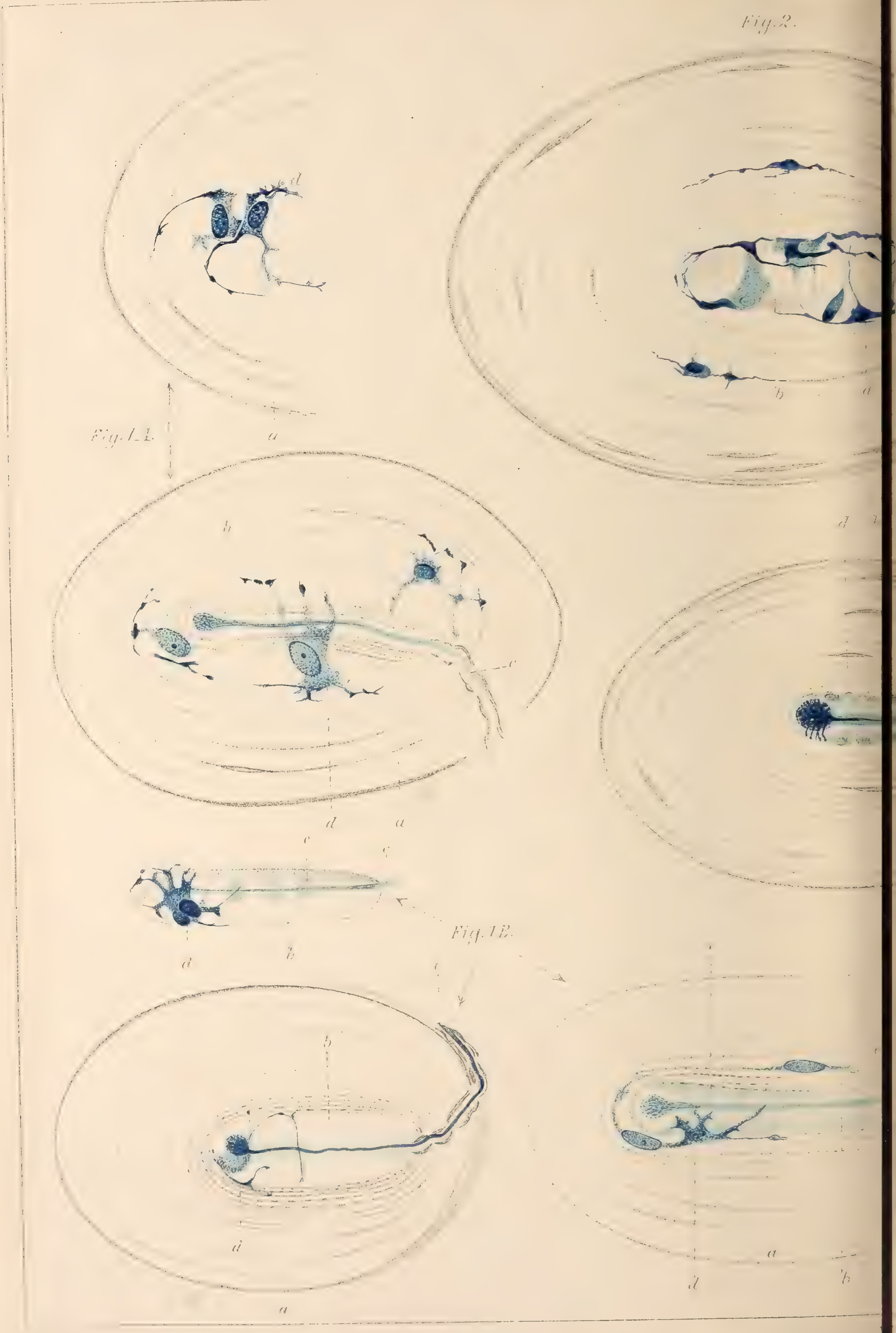


Fig. 2.
d
b
d
Fig. 1 1.
a
b
c
d
a
c
c
d
b
Fig. 1 2.
c
b
d
a
a
d
b

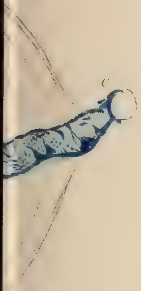
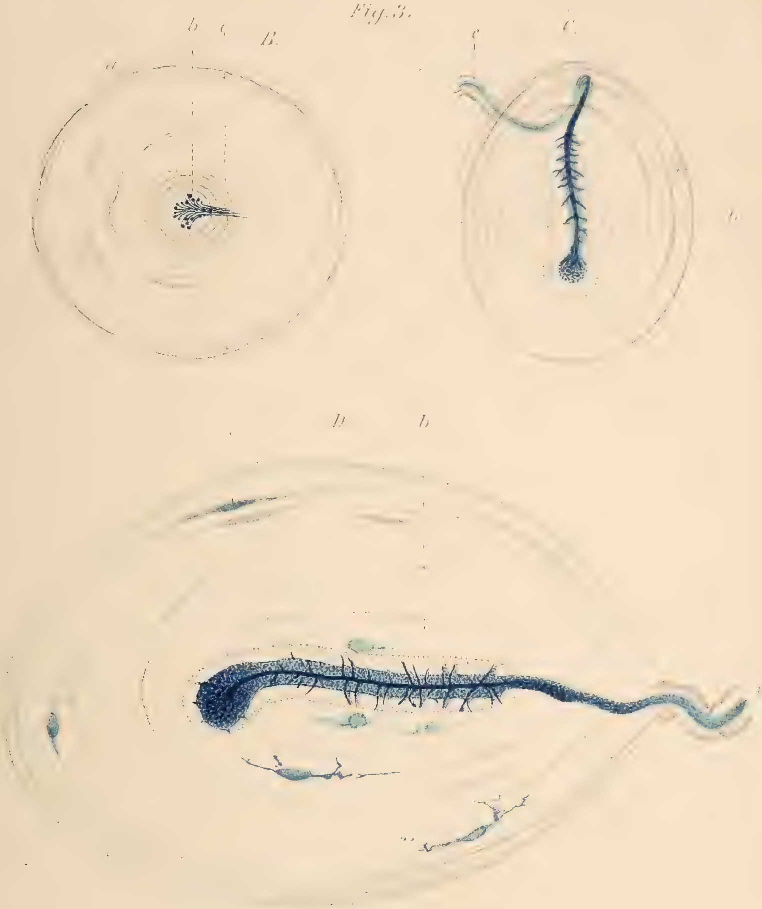


Fig. 3.



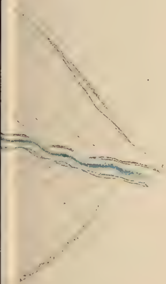
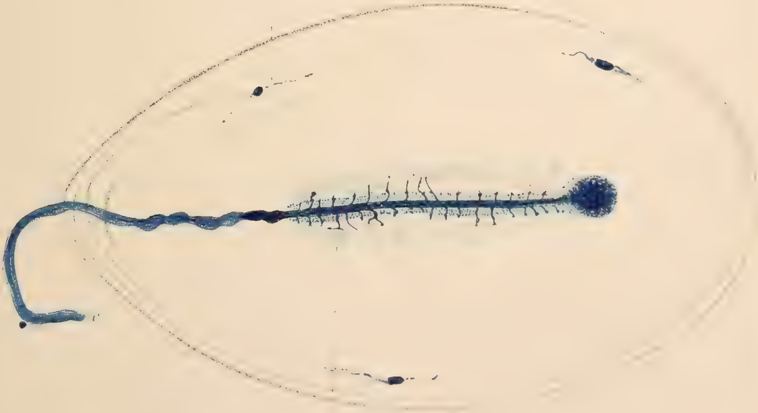


Fig. 3E.



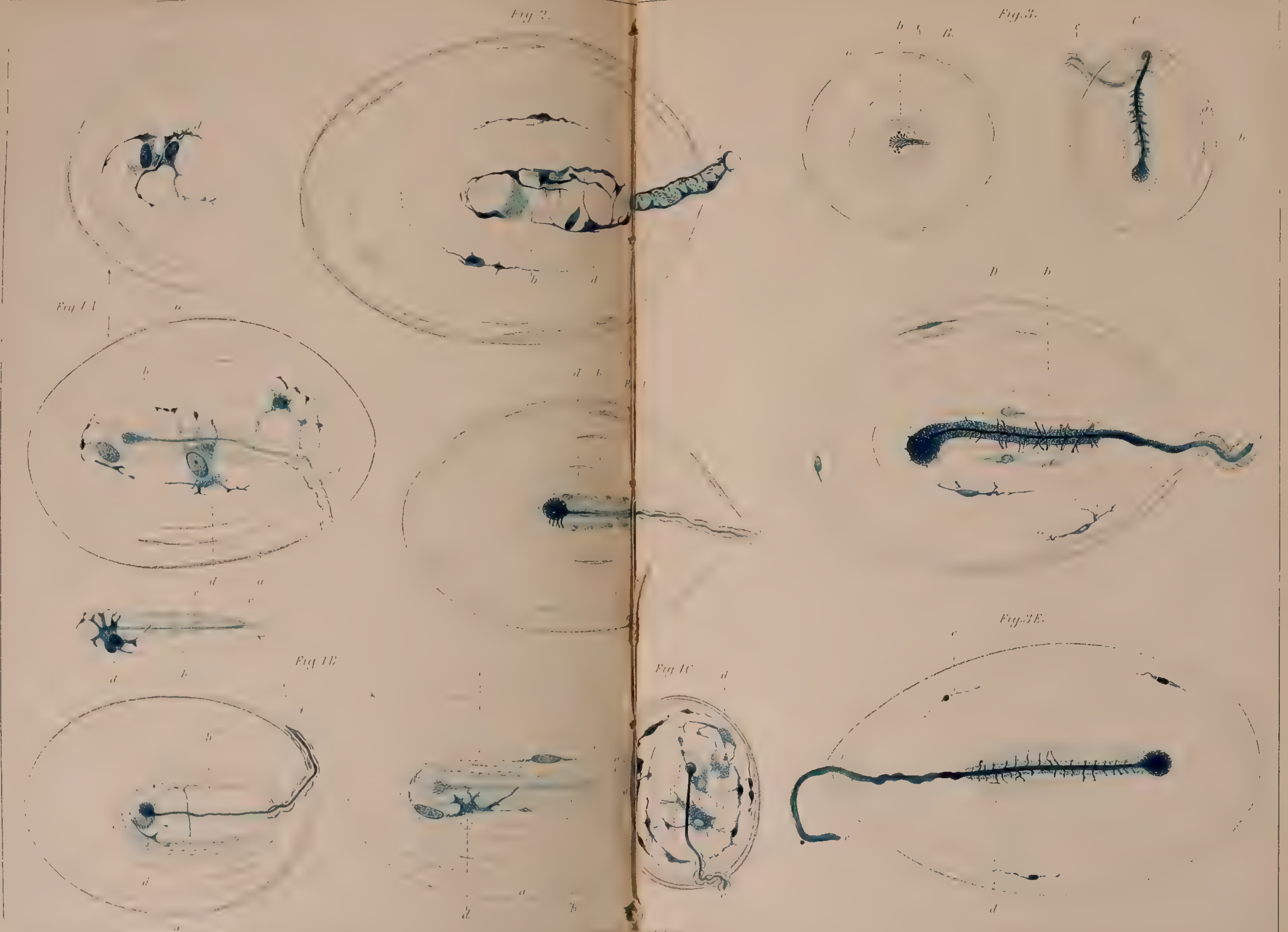
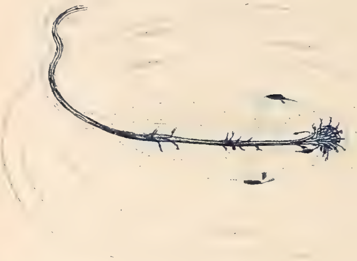
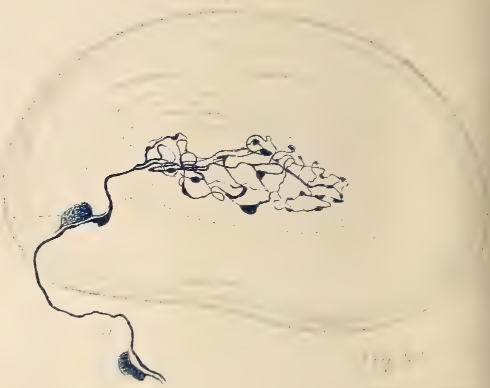
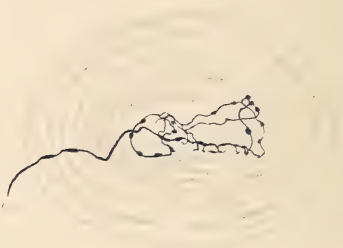


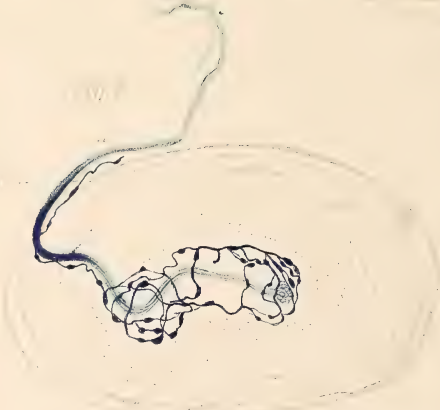
Fig 2.
Fig. 3.
B.
C.
D
Fig 1 A
Fig 1 B
Fig 1 C
Fig. 3 E.
a
b
c
d

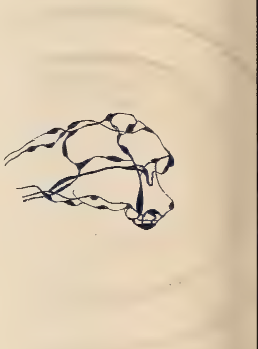
Wilh. Engelmann











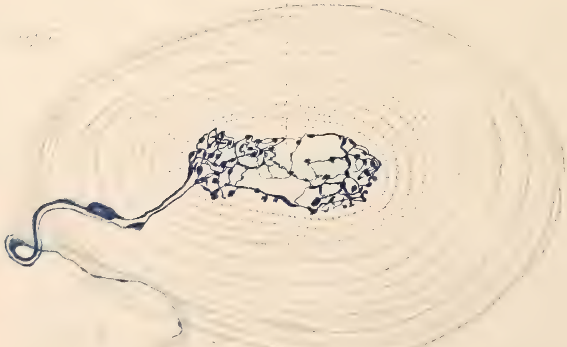
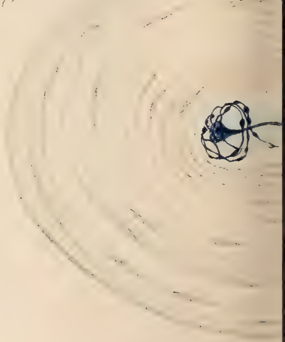
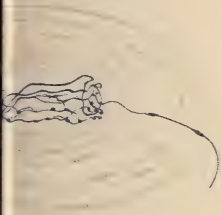
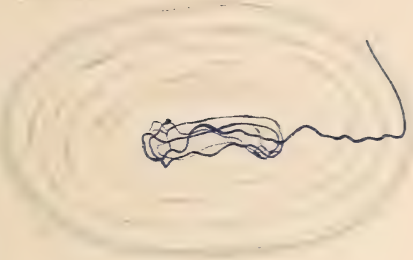
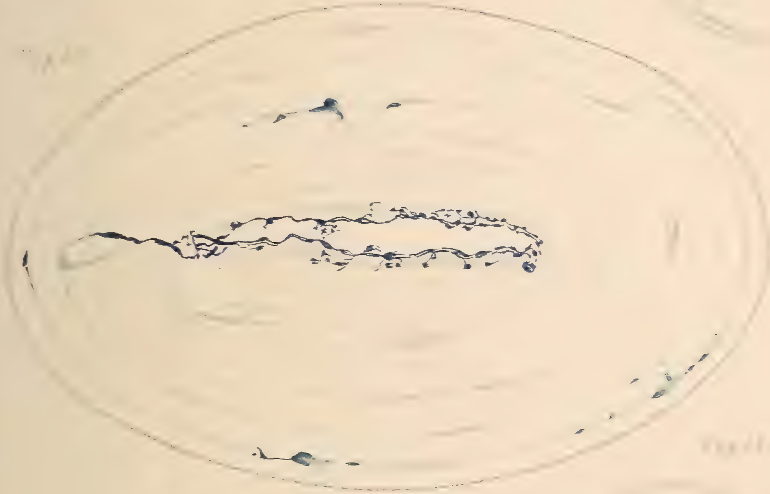


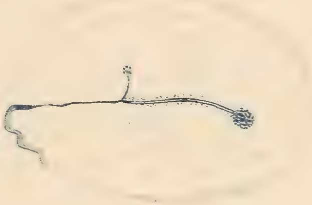
Fig. 10

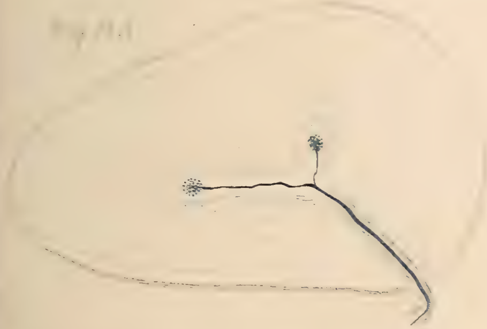


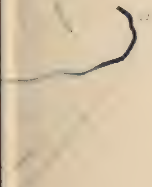


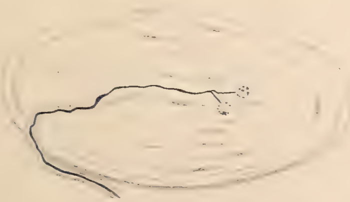


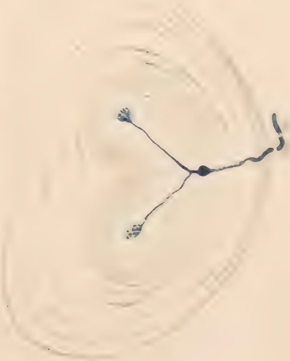












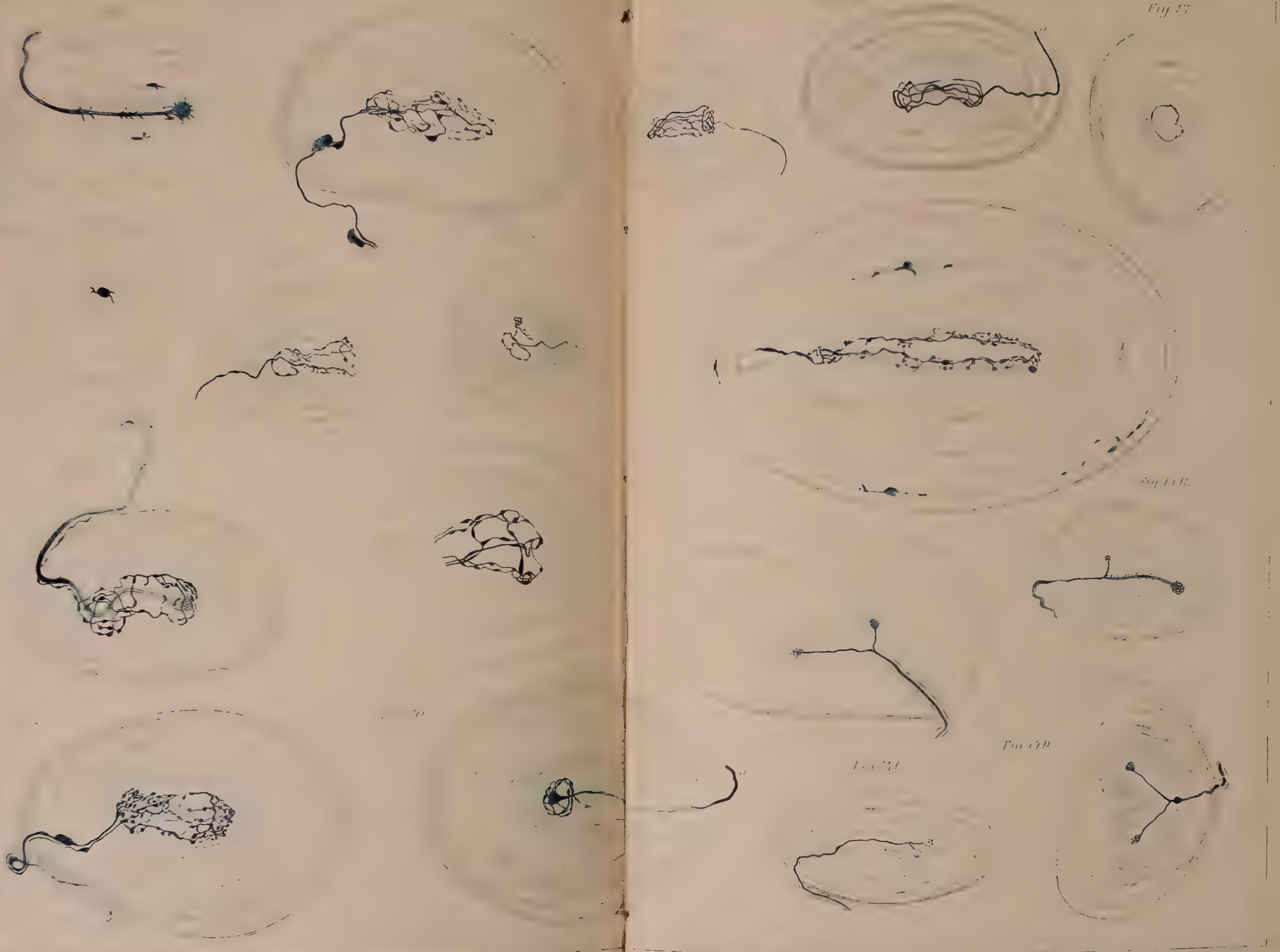
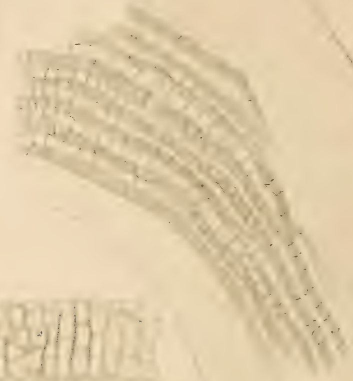


Fig 13
Fig 14B.
Fig 14C
Fig 14D

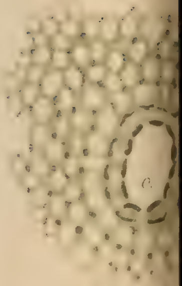
[illegible]

1.

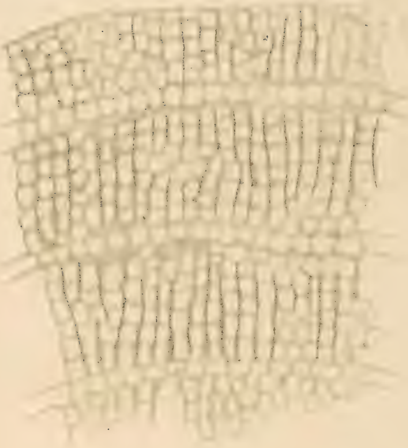
2.



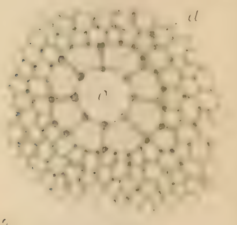
3.



6.

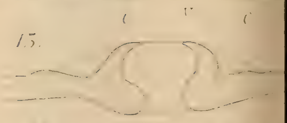


13.



10.

14.

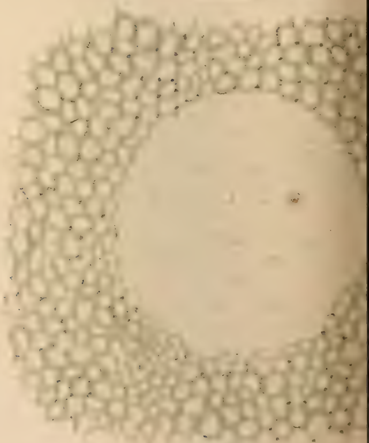


15.

7.

8.

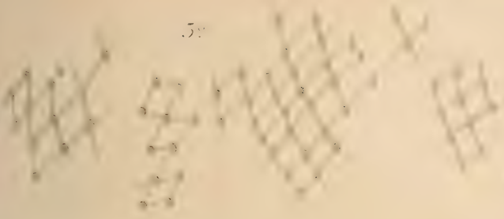
17.



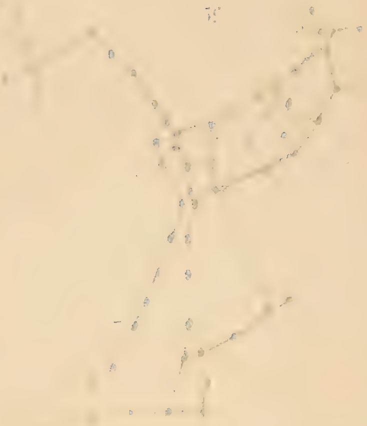
9.

11.

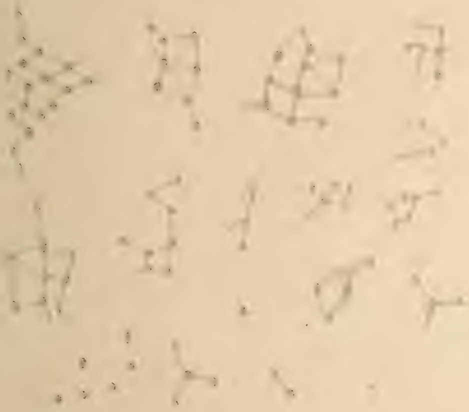
5a



7.



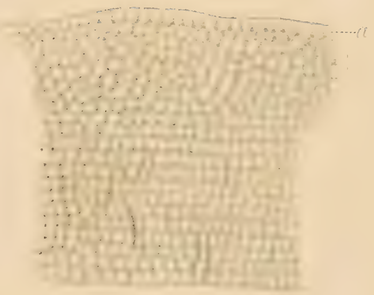
5b



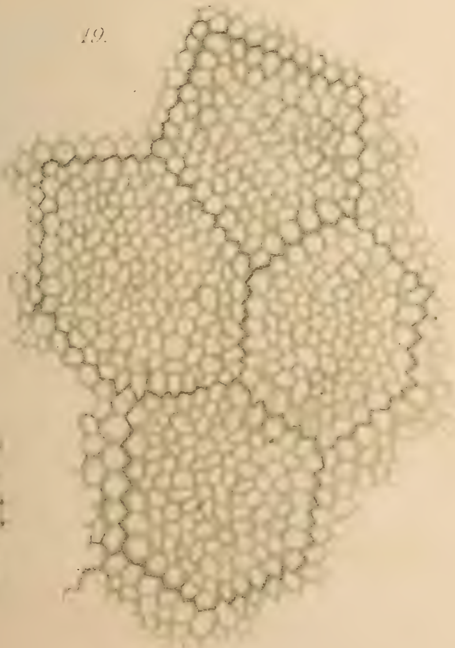
a

c

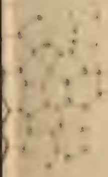
20.



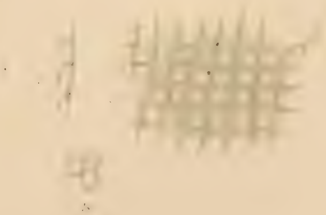
19.



18.

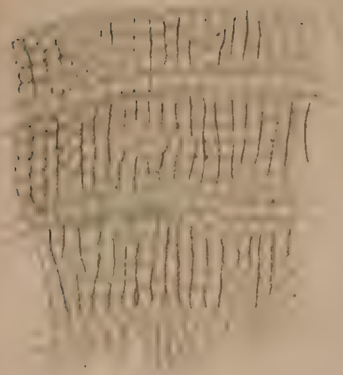


21



1

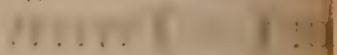
6



10

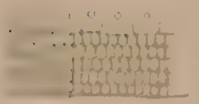
15.

14



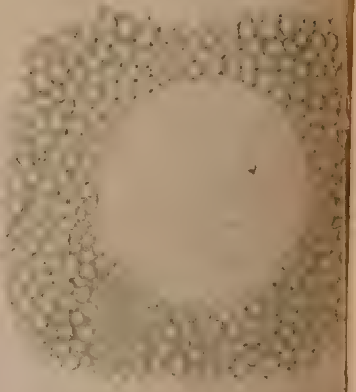
7.

13



11

17

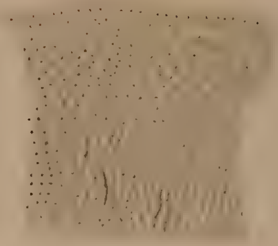


5'

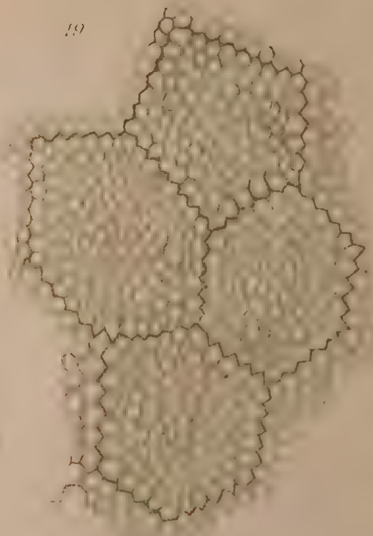
5

5''

20

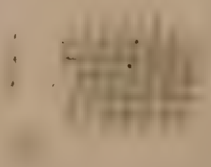


19



18

21



22.

24.

25.

23.

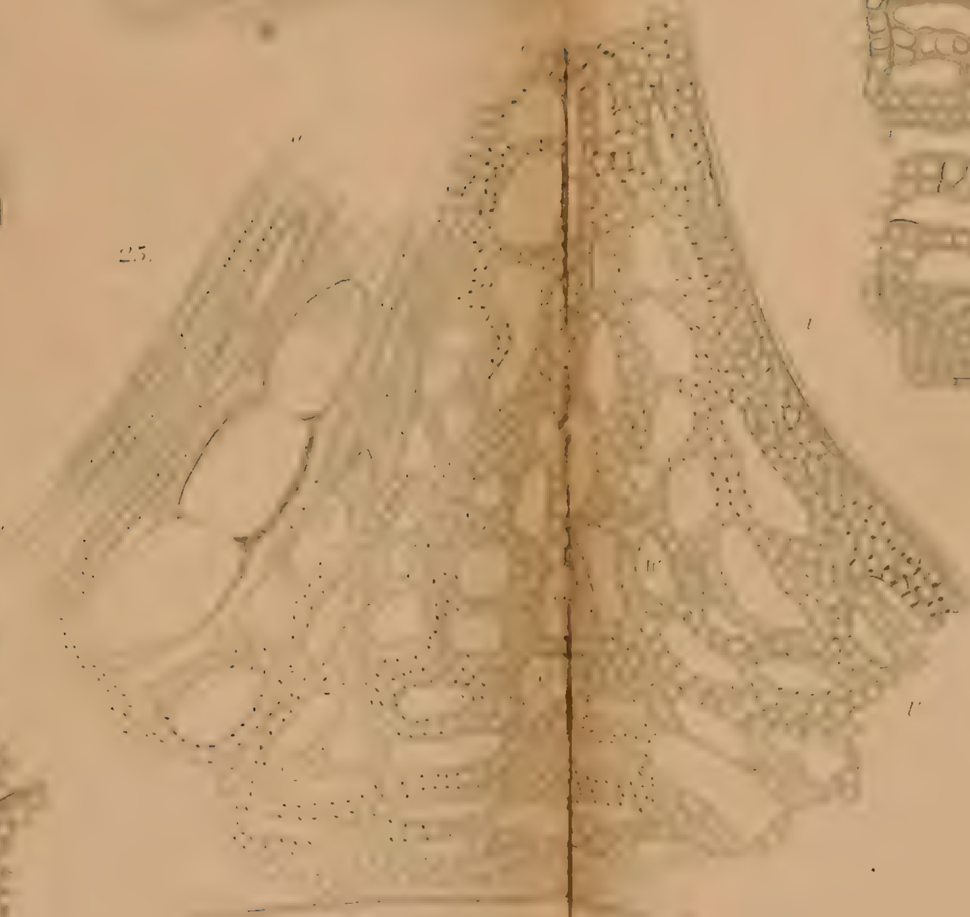
29.

27.

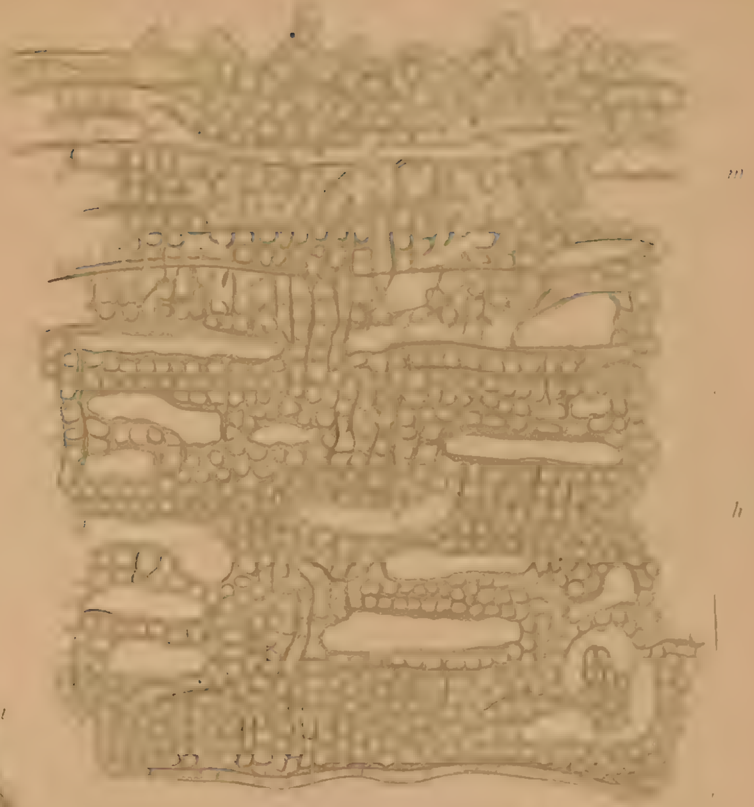
26.

28.

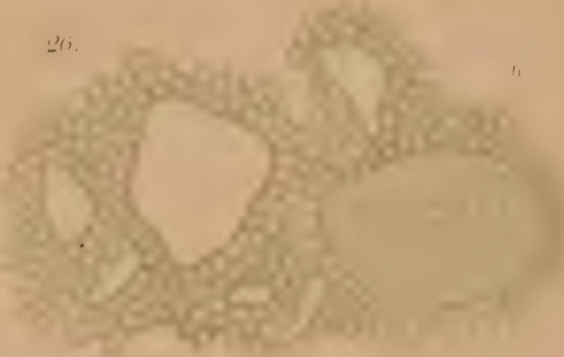
25.



27



26.



29

28.

Fig. 1.

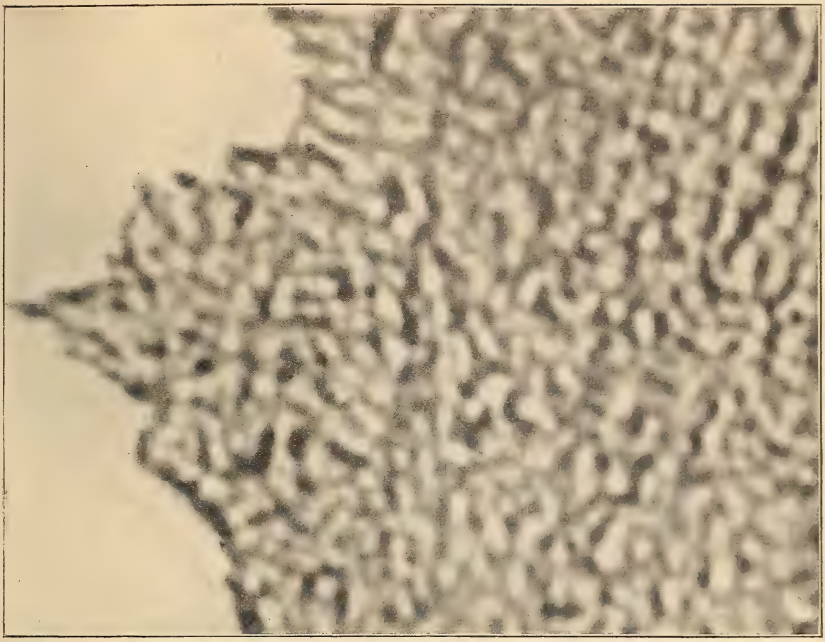


Fig. 2.

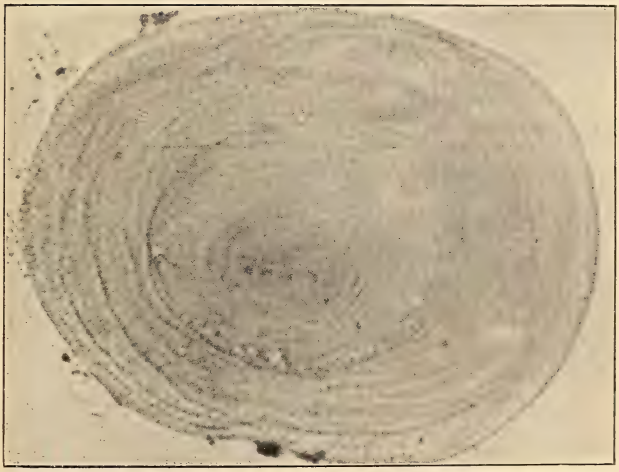
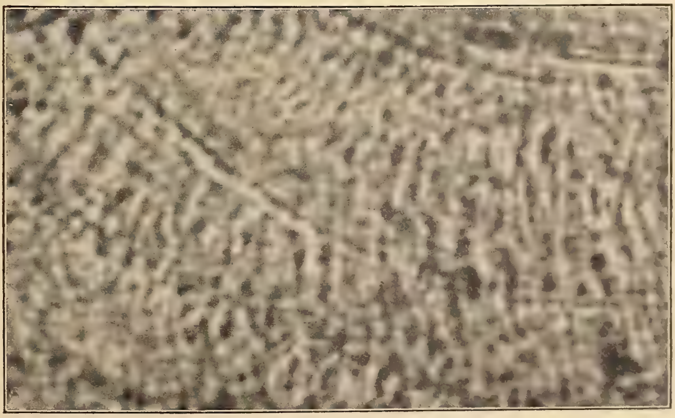
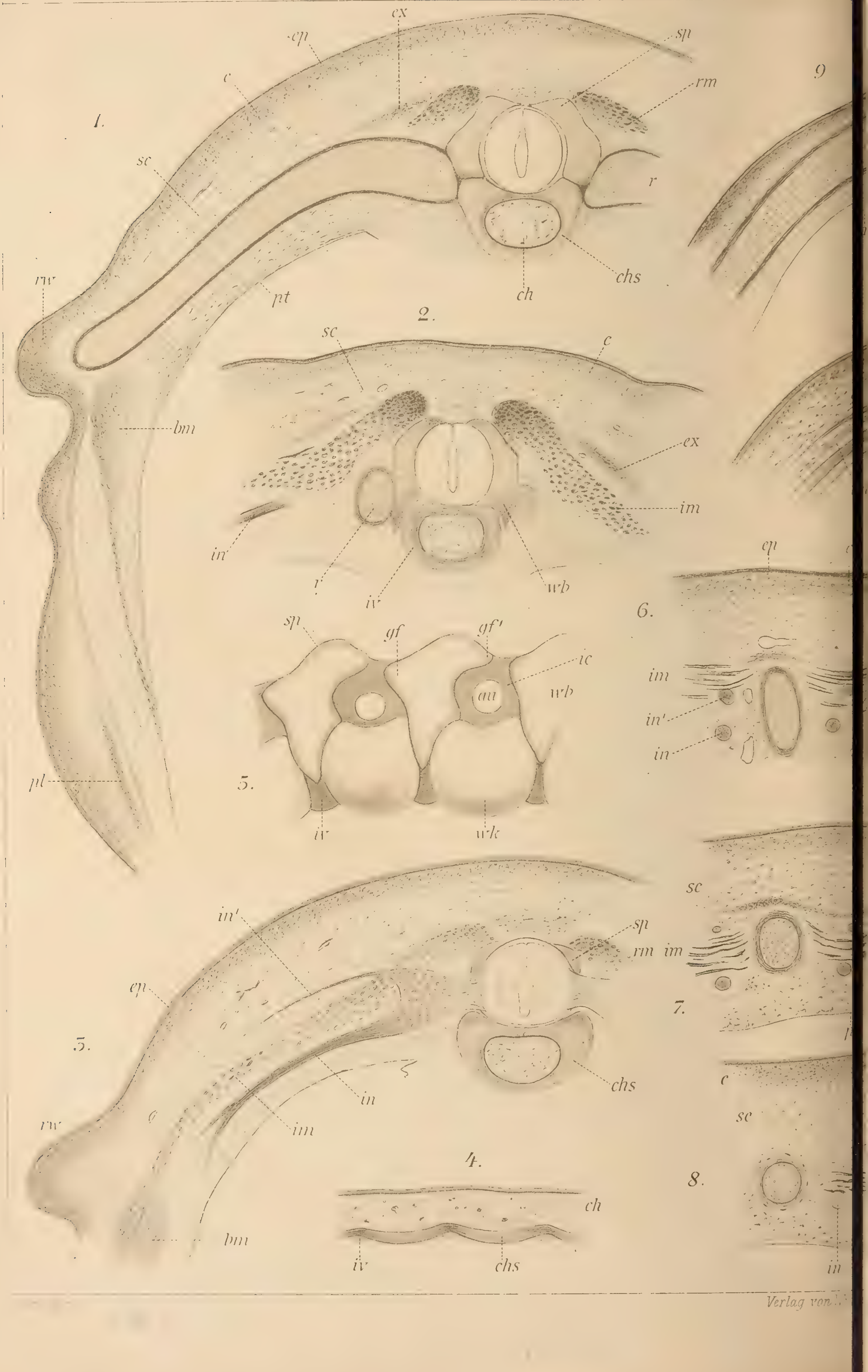
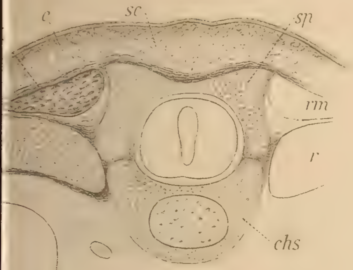


Fig. 3.

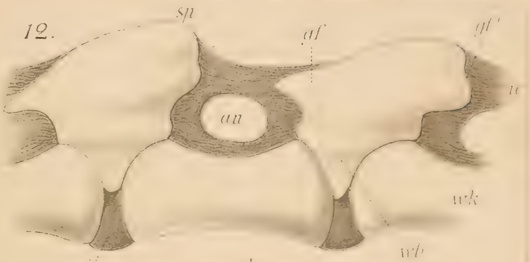


Bütschli phot.

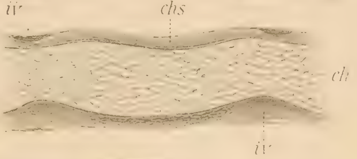

1.
ex
ep
sp
rm
c
sc
r
chs
ch
rw
pt
bm
pl
2.
sc
c
ex
im
in
r
iv
wb
5.
sp
gf
gf'
ic
au
wb
iv
wk
3.
in'
sp
rm
ep
chs
in
im
rw
bm
4.
ch
iv
chs
6.
ep
im
in'
in
7.
sc
im
8.
c
sc
in
9

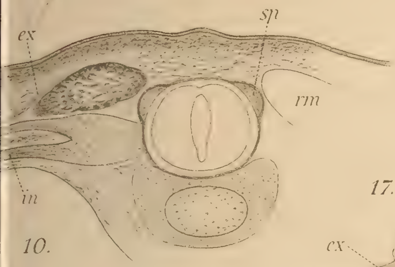

c
sc
sp
rm
r
chs

12.


sp
gf
gf'
w
an
wk
wb
iv
iv

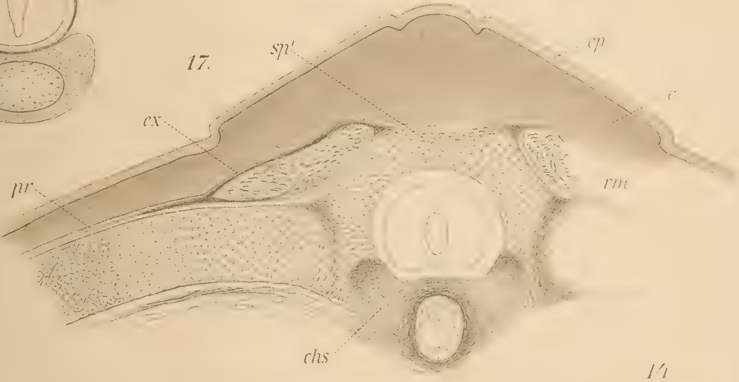
13.



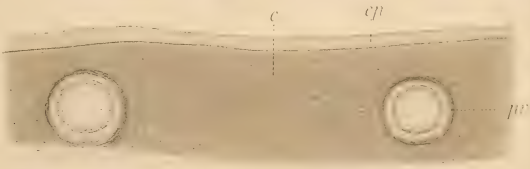


10.

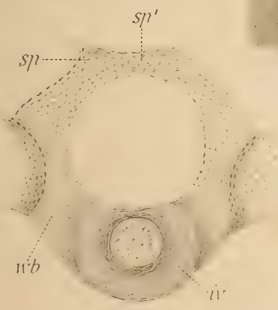
17.


sp'
cp
c
ex
rm
pr
chs

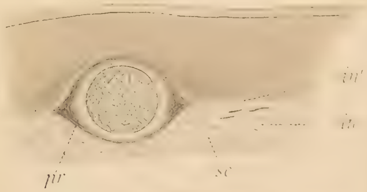
14

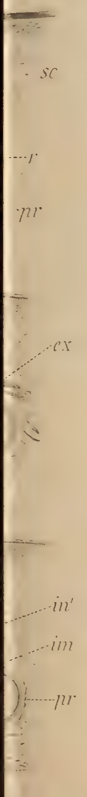


18.

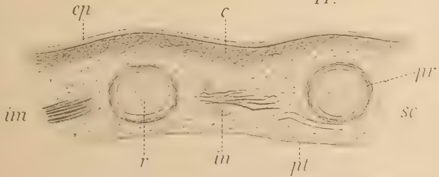


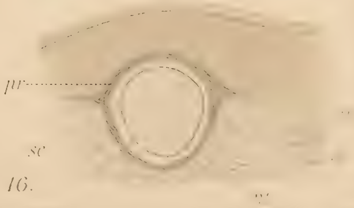
15.




sc
r
pr
ex
in'
im
pr

11.

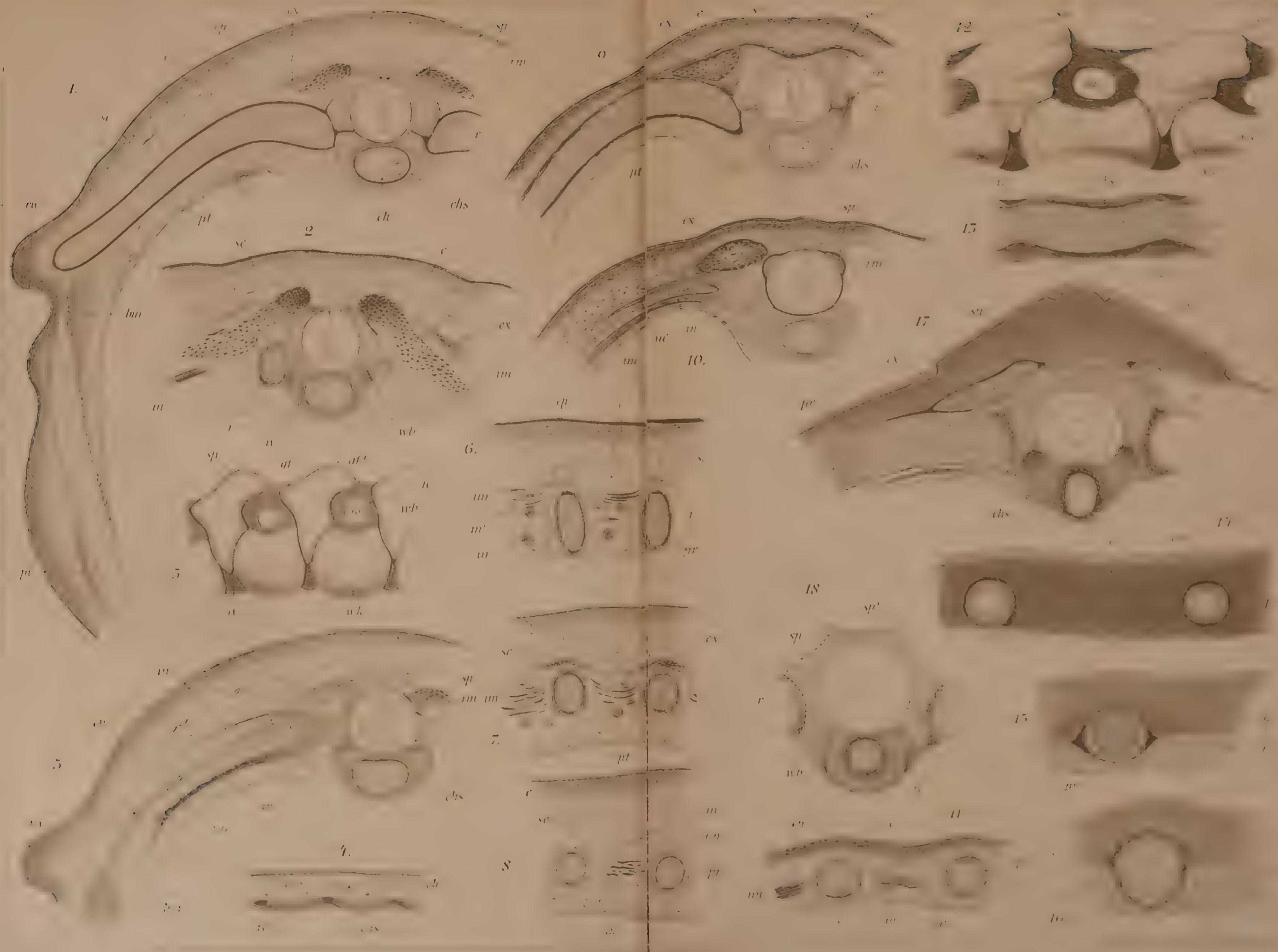

cp
c
pr
im
r
in
pt
sc



16.

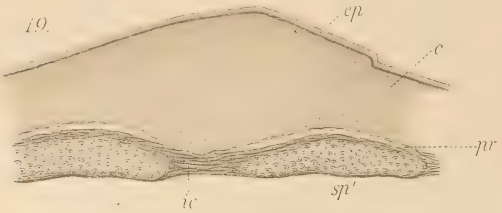
Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXVI.

Taf. XXVII.

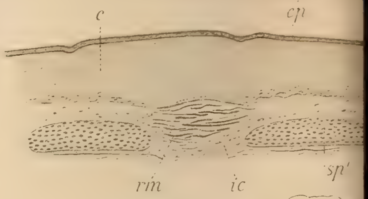


1.
2
3
4.
5
6.
7.
8
9
10.
11
12
13
14
15
16
17
18
sp
sp'
cx
c
r
ch
chs
pt
bm
um
um'
sc
wb
at
at'

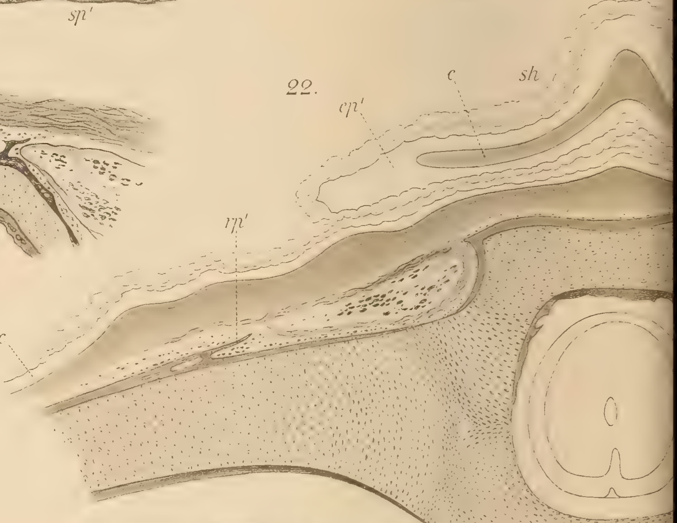
19.



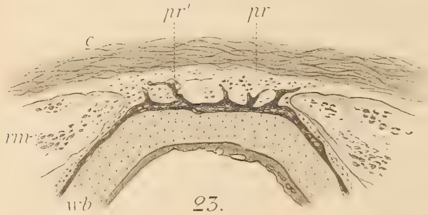
20



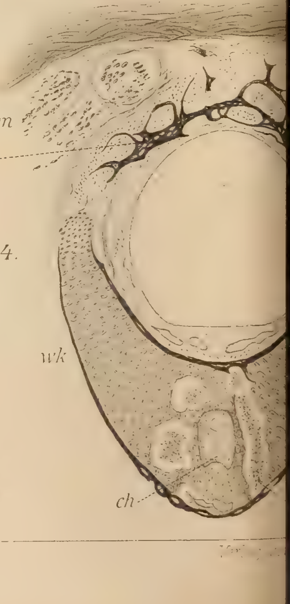
22.



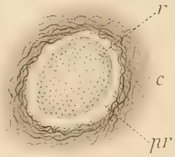
23.



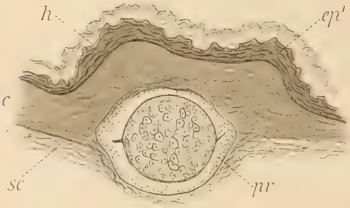
24.



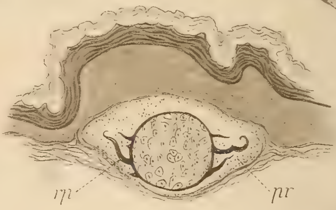
25.



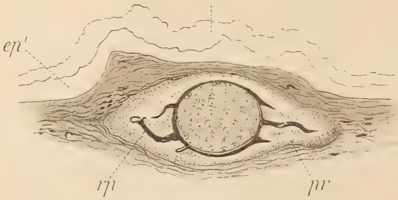
26.



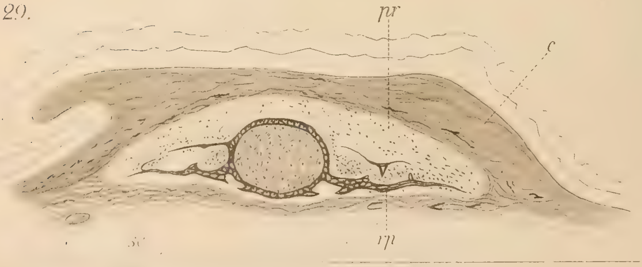
27.

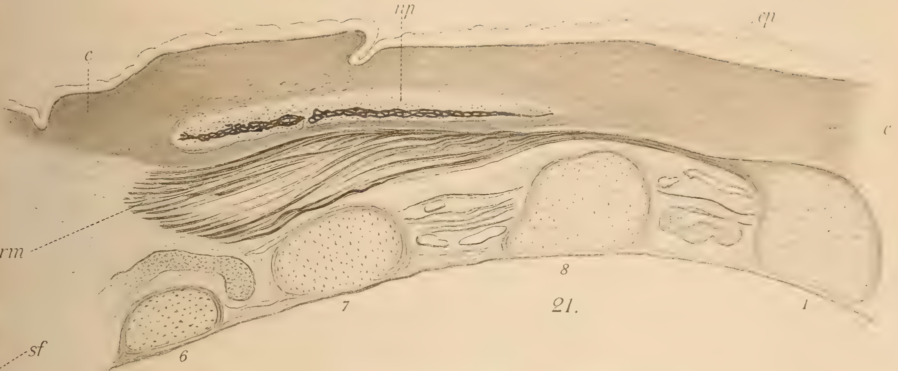


28.

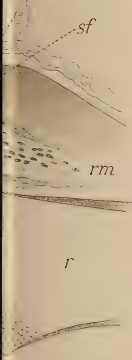


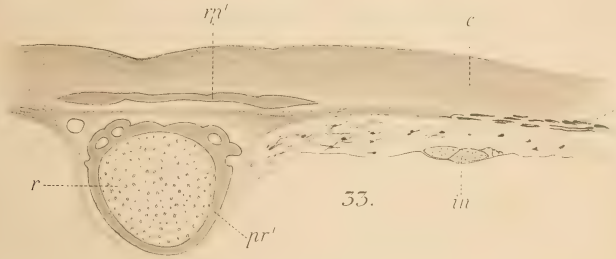
29.



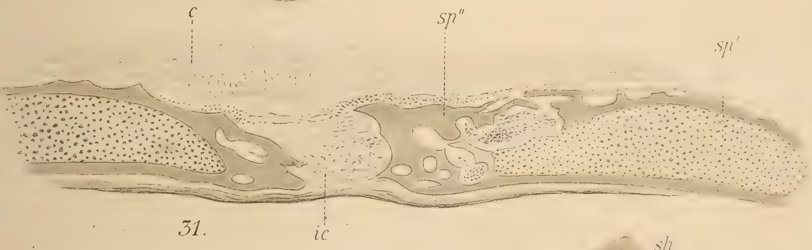

rp
ep
c
c
rm
8
7
6
1

21.

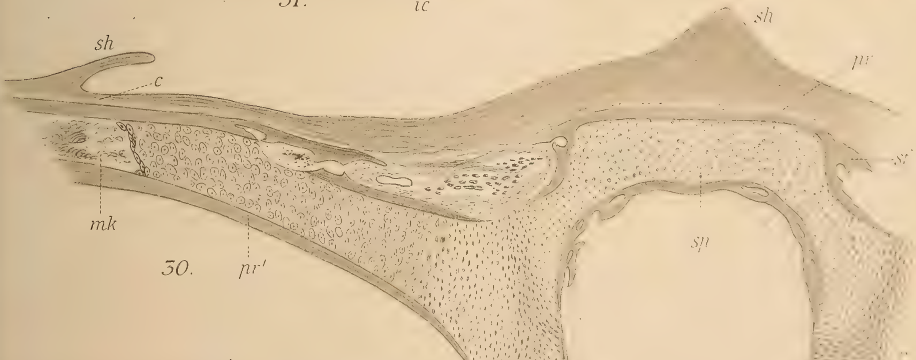

sf
rm
r


rp'
c
m
r
pr'
sc
in

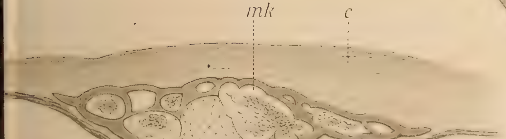
33.


c
sp''
sp'
ic

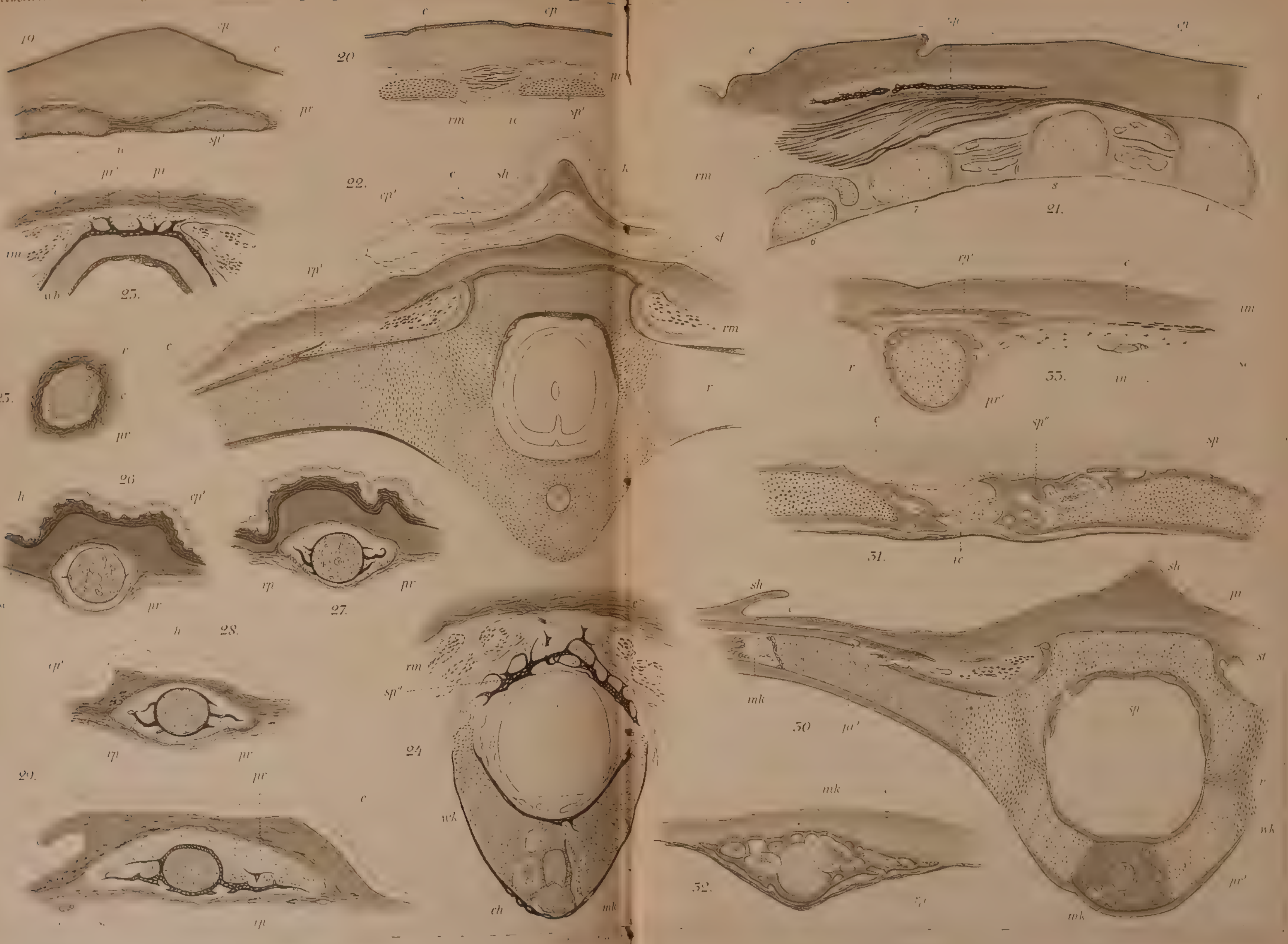
31.


sh
sh
pr
c
sr
mk
pr'
sp
mk
mk

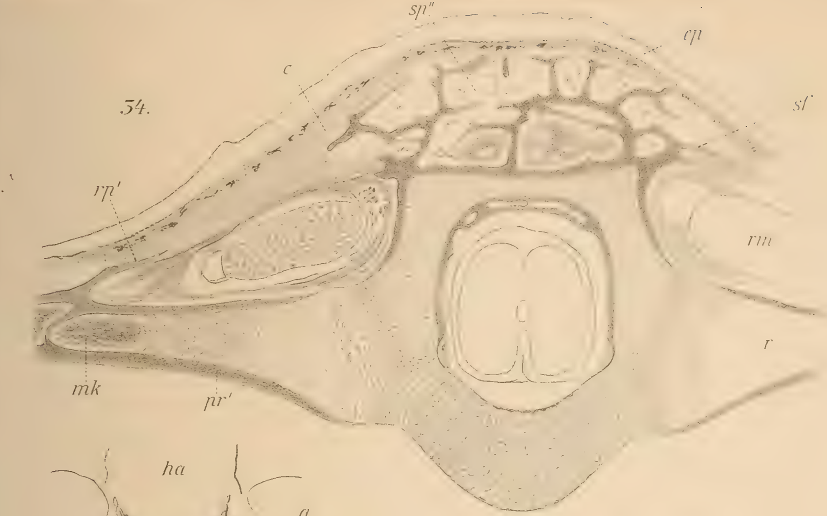
30.


mk
c
rp

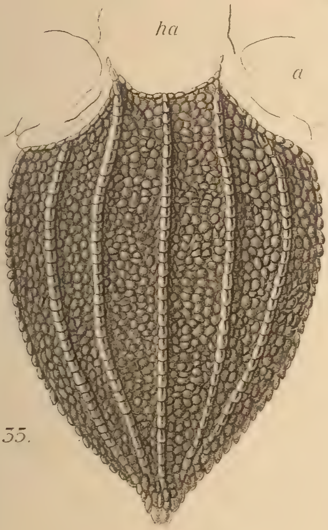
32.


19
cp
c
pr
sp'
u
20
c
cp
pr
rm
u
sp'
pr'
pu
rm
wb
23.
22.
c
sh
k
rm
cp'
rp'
rm
r
st
25.
r
c
c
pr
26
h
cp'
c
u
pr
rp
pr
27.
28.
h
cp'
rp
pr
29.
pr
c
cp
u
rp
c
rm
sp''
24
wk
ch
mk
21.
sp
cp
c
c
6
7
8
r
rp'
c
im
r
33.
m
pr'
c
sp''
sp
31.
u
sh
sh
pu
st
mk
30
pr'
sp
r
wk
pr'
mk
mk
32.

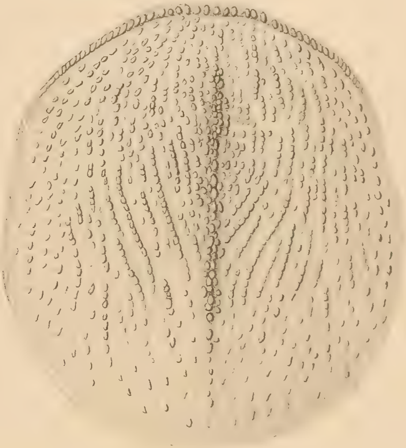
34.


sp''
ep
c
sf
rp'
rm
r
mk
pr'

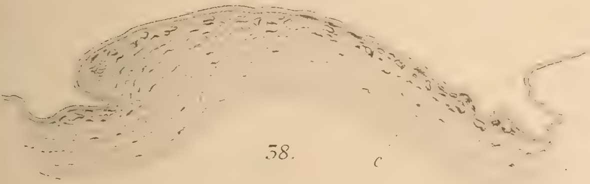
35.



37.



38.

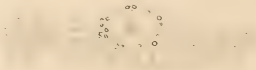


39.

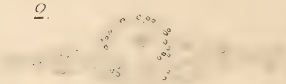
36.

40.

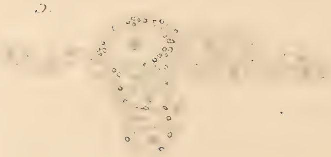
1.



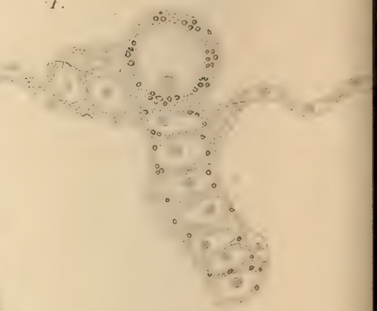
2.



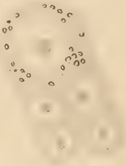
3.



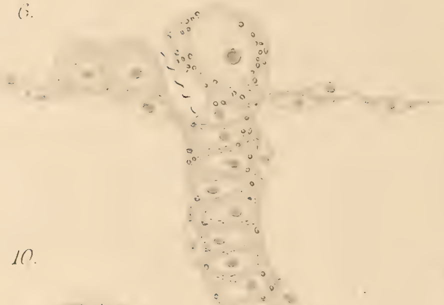
4.



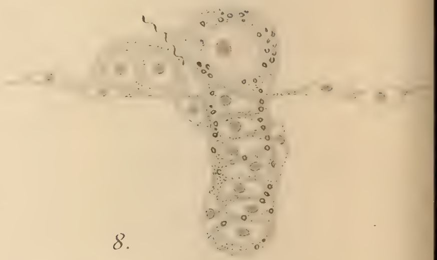
5.



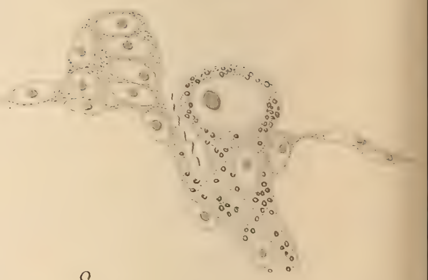
6.



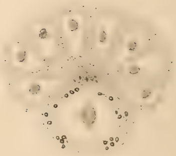
7.



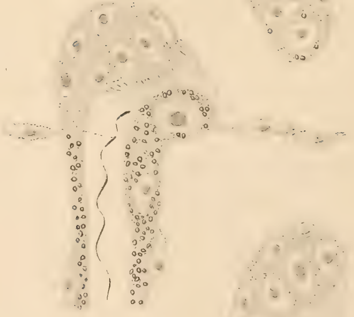
8.



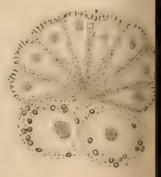
9.



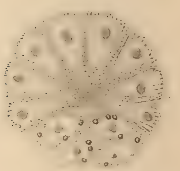
10.



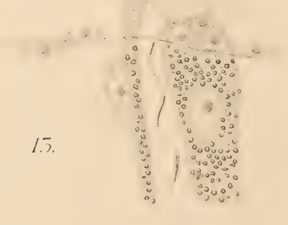
11.



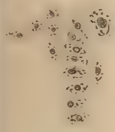
12.



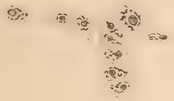
13.



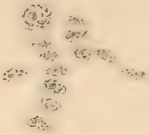
14.



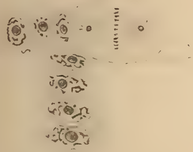
15.



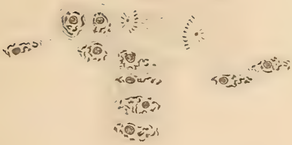
16.



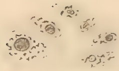
17.



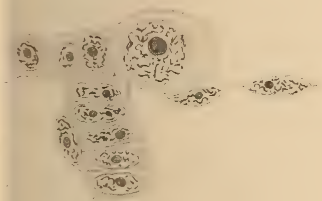
18.



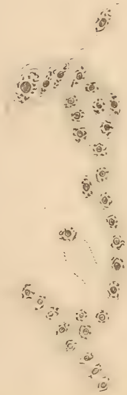
20.



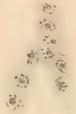
19.



21.

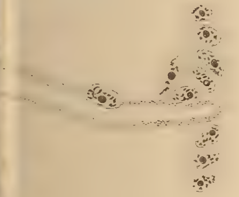


22.

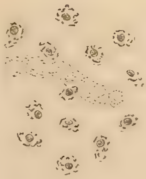


23.

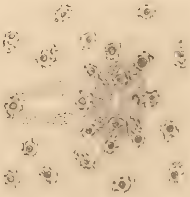
27.



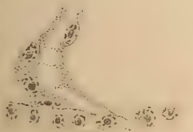
25.



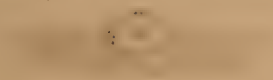
24.



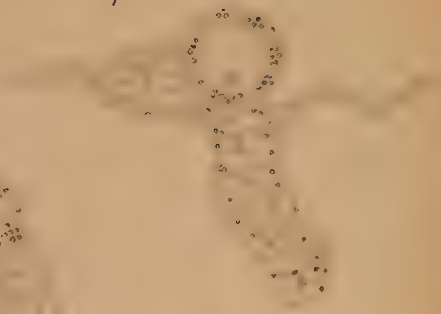
26.



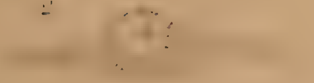
1.



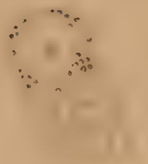
4.



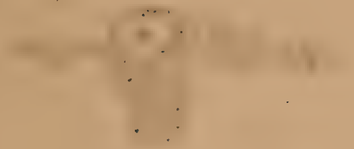
2.



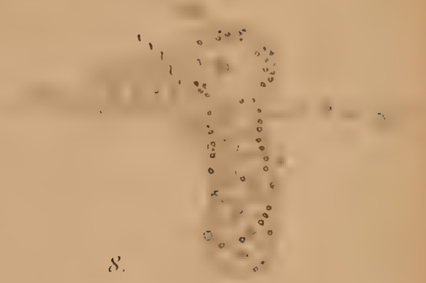
5.

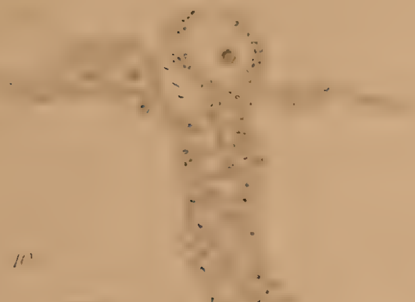


3.

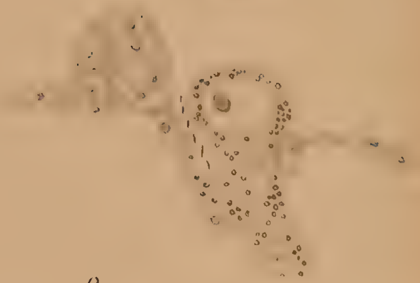


7.

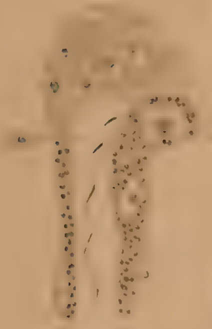




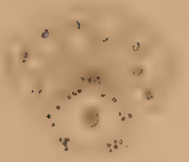
8.



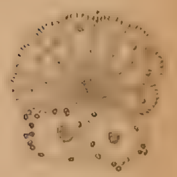
10.



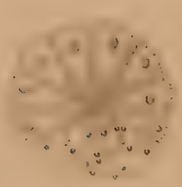
9.

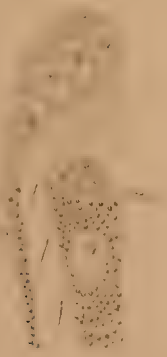


11.



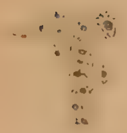
12.



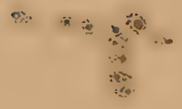


13.

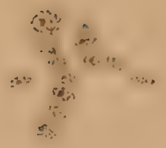
14.



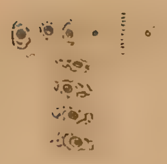
15.



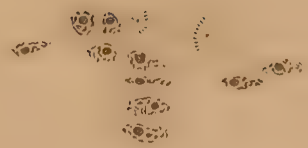
16.



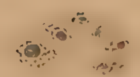
17.



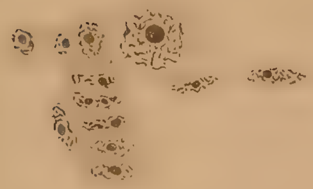
18.



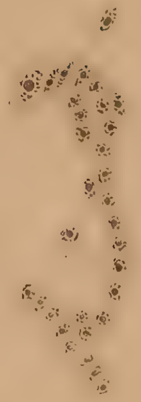
20



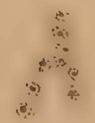
19.



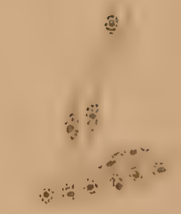
21.



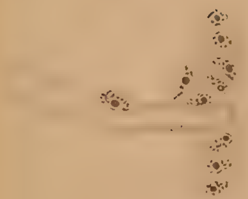
22



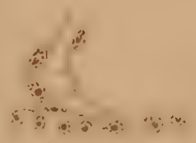
23.



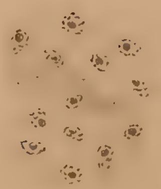
27.



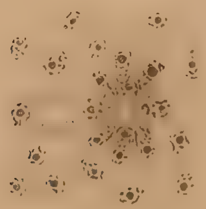
26



25.

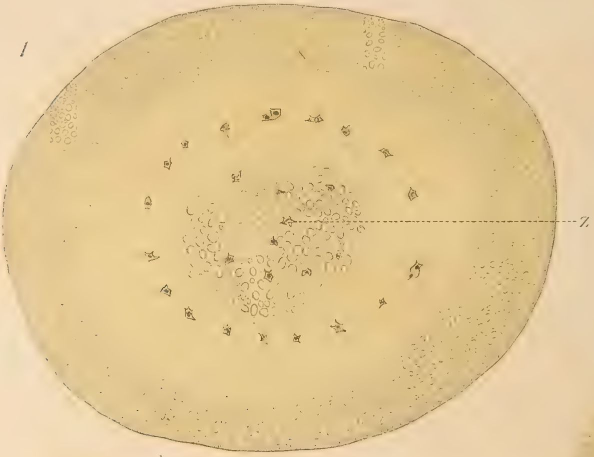


24



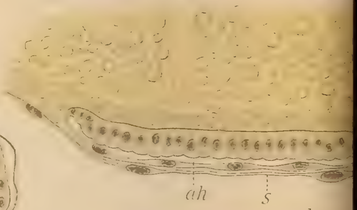
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ^a/M.

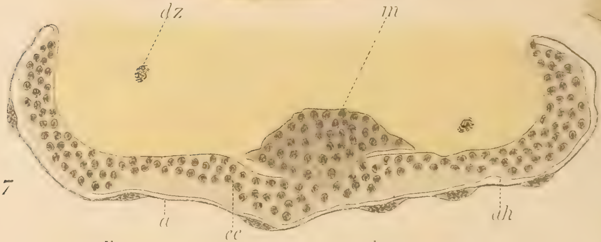
1



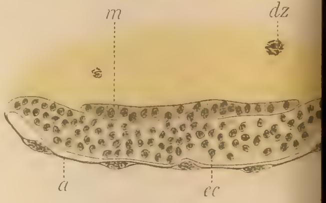
2.

3.

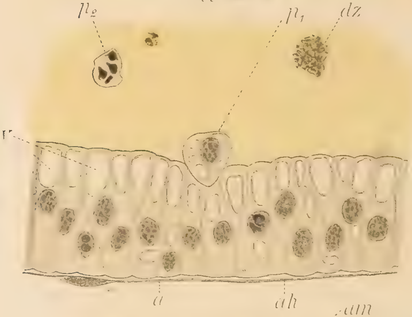




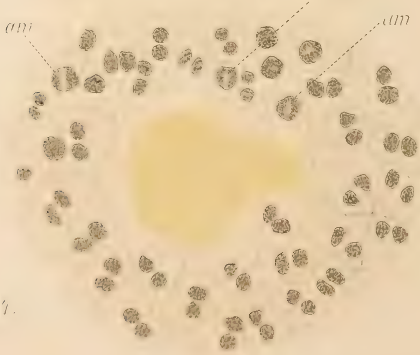
7



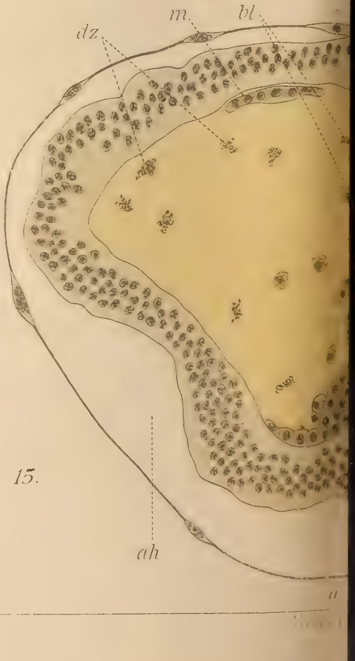
8.


p_2
p_1
dz
v
a
ah

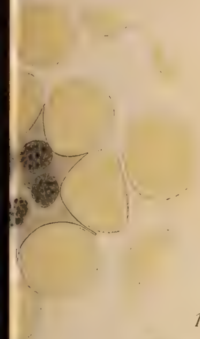
13



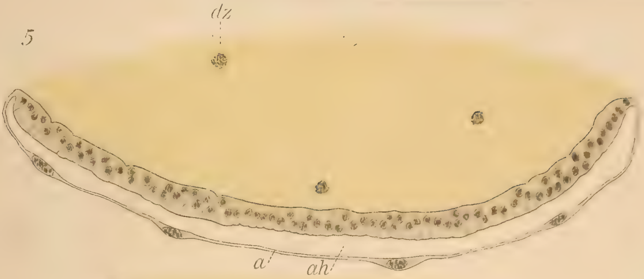
14.



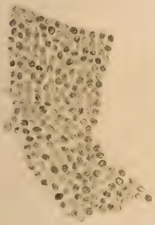
15.



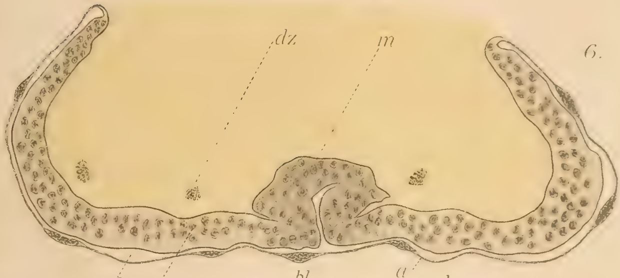
5.



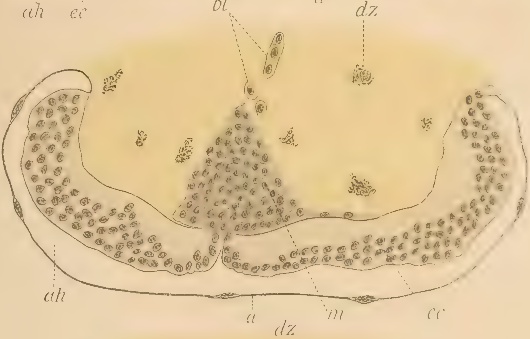
10.



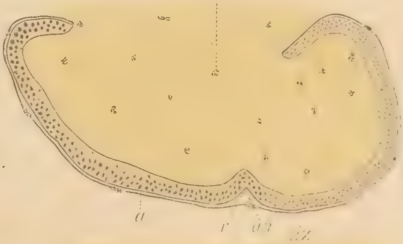
6.



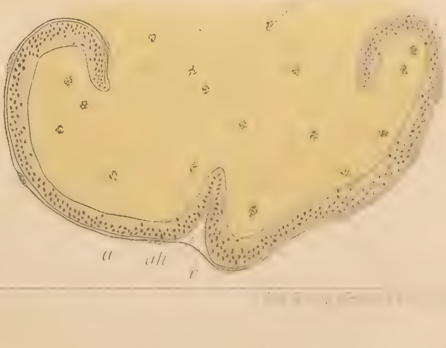
16.


bl
dz
ah
a
m
ec

11.



12.

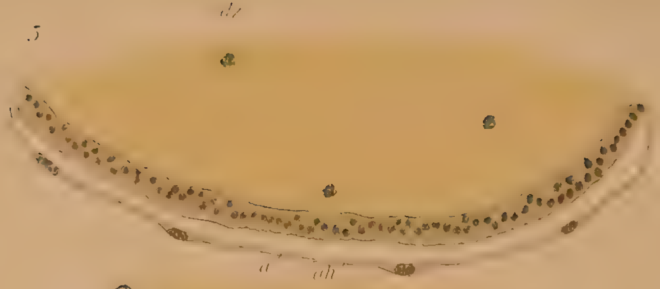


1

2

4

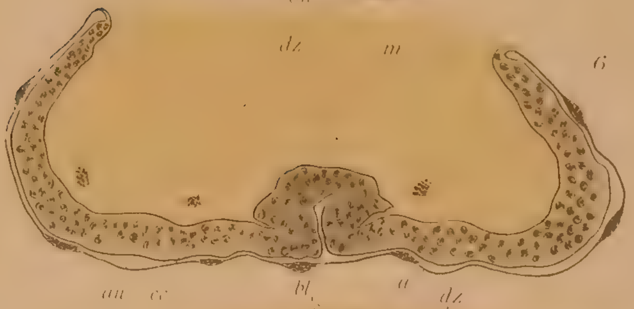
5



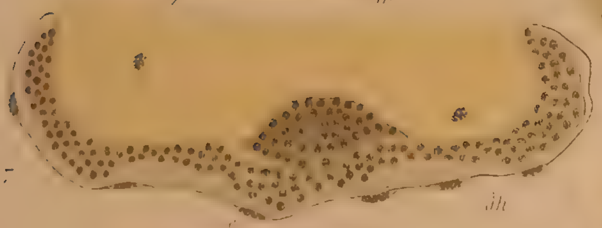
3

10

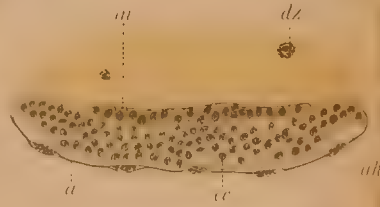
6


dz
m
am
ec
bl
a

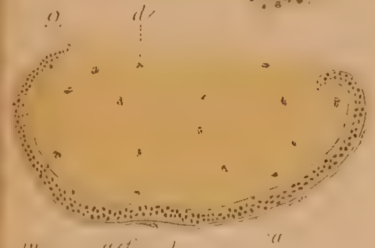
7



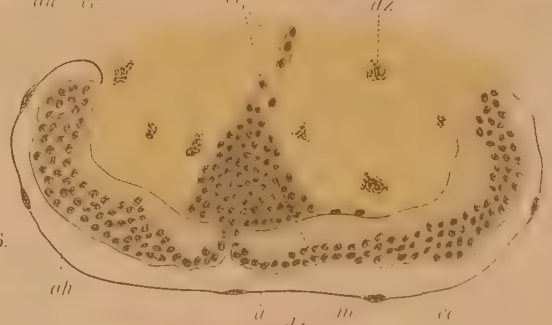
8



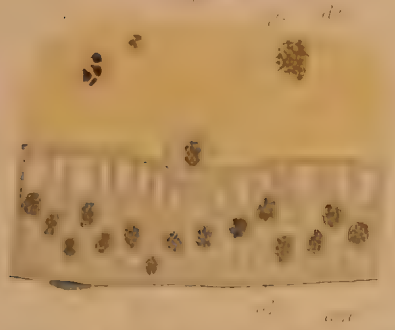
9

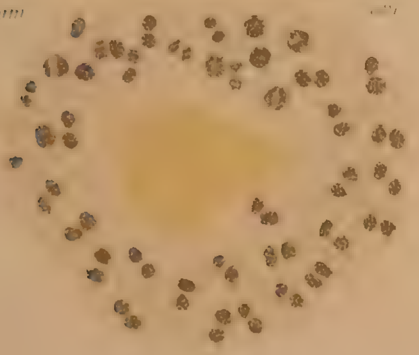


16.

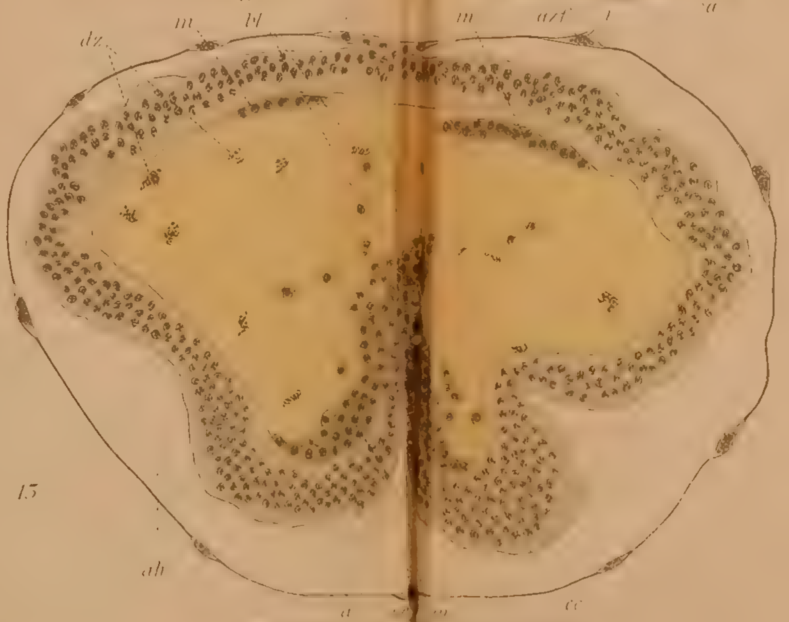


17.

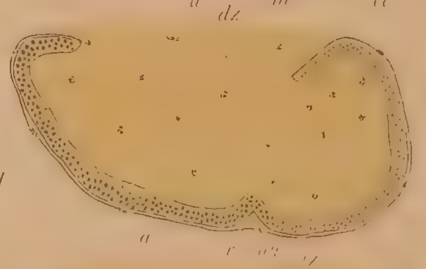




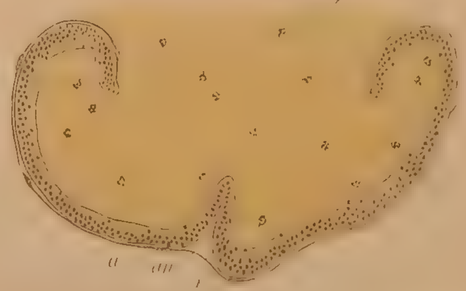
13


dz
m
bl
m
ah
a
ec

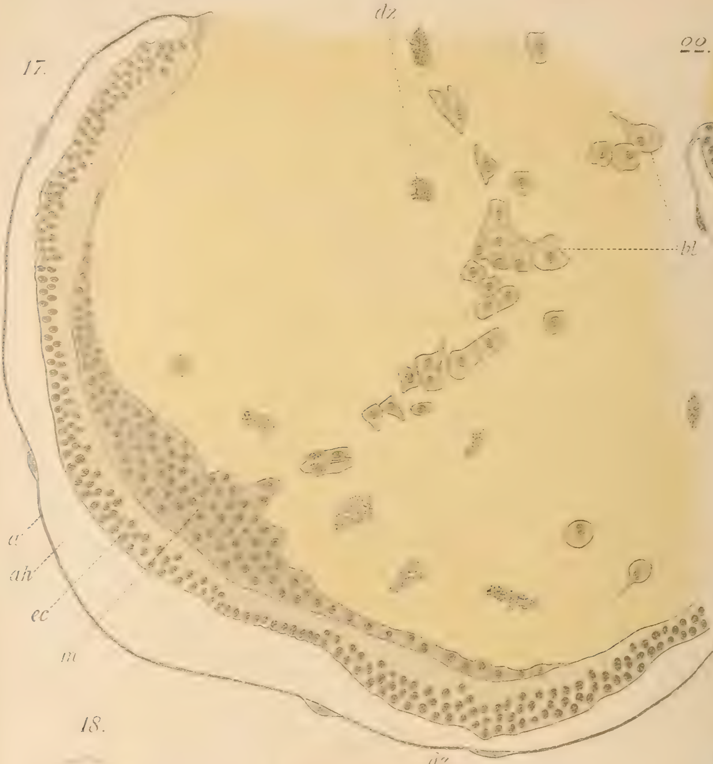
11



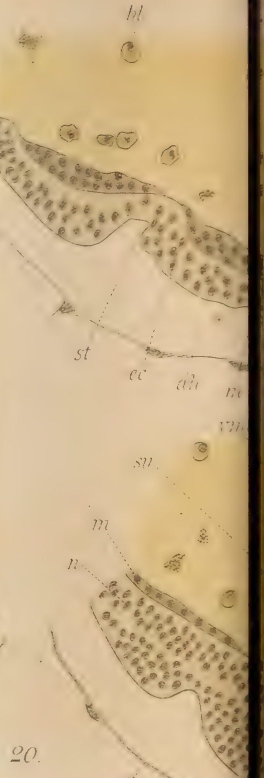
12.



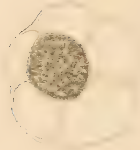
17.


dz
bl
a
ah
ec
m

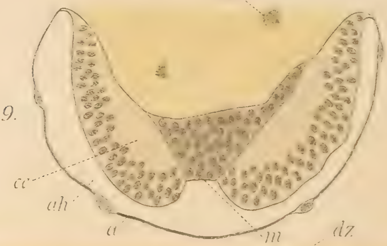
22.


bl
r
st
ec
ah
m
vm
su
m
n
a
ah

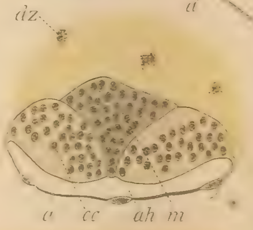
18.



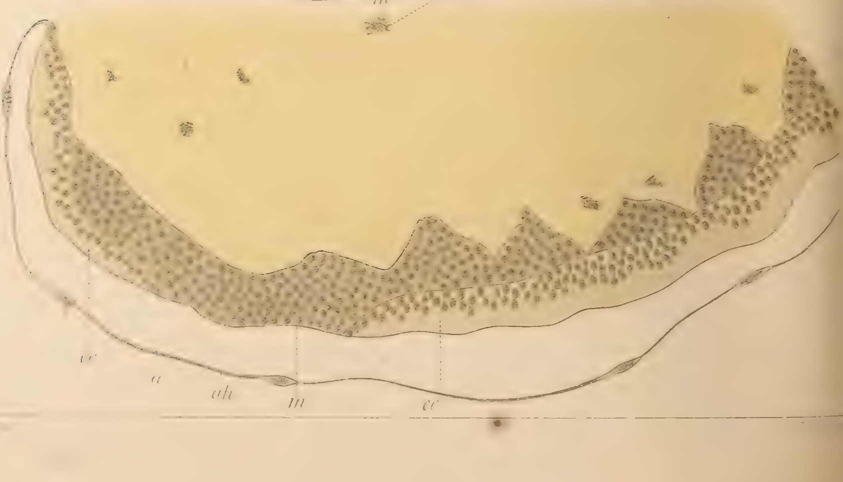
19.

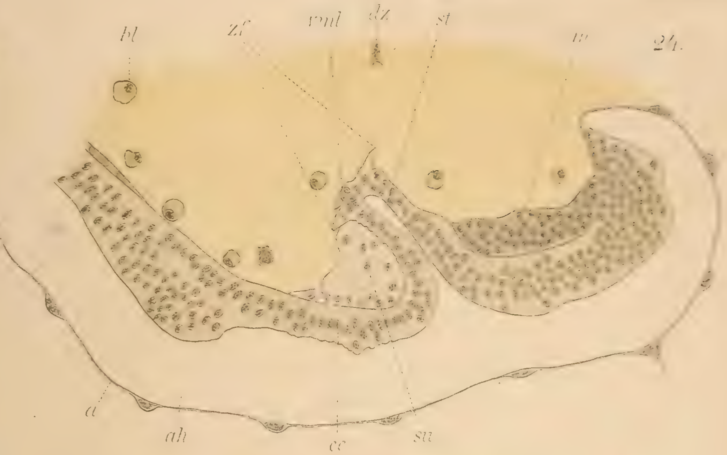


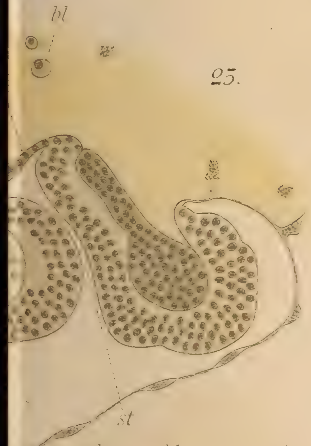
20.

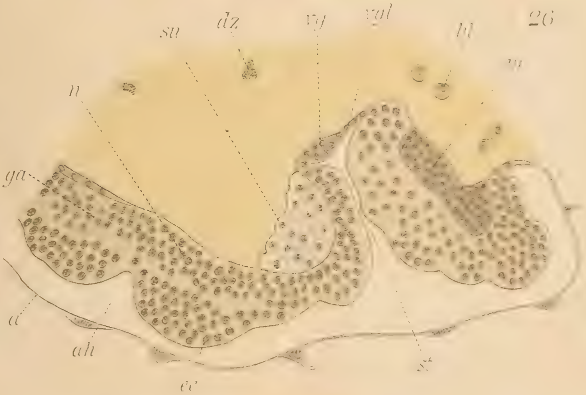


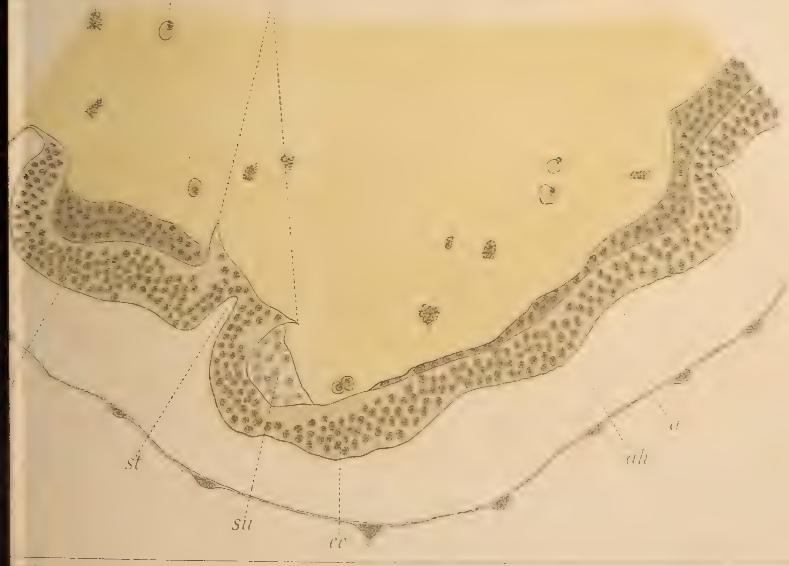
21.



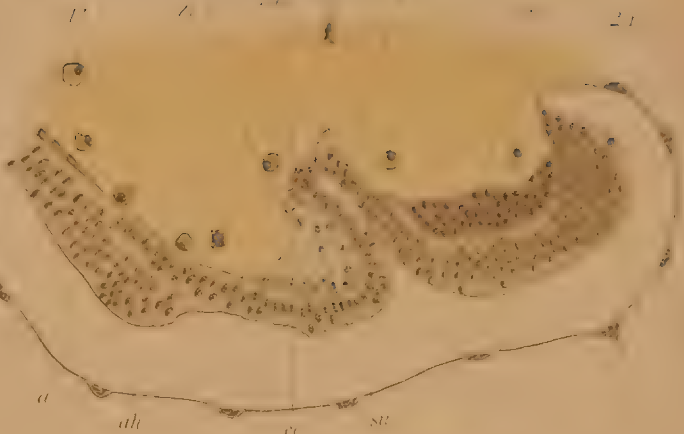

24.
bl
zf
vml
dz
st
w
a
ah
cc
su


23.
bl
st

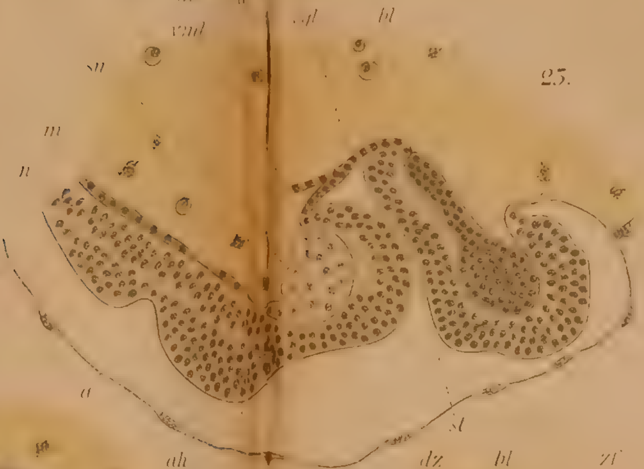

26
su
dz
vg
vgl
bl
m
n
ga
a
ah
cc
st

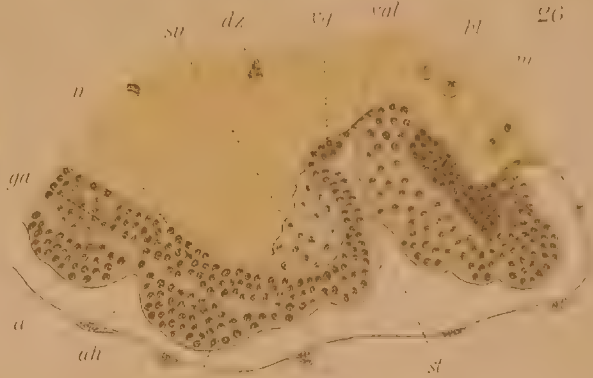

25.
dz
bl
zf
st
su
cc
ah
a

22.


24

18

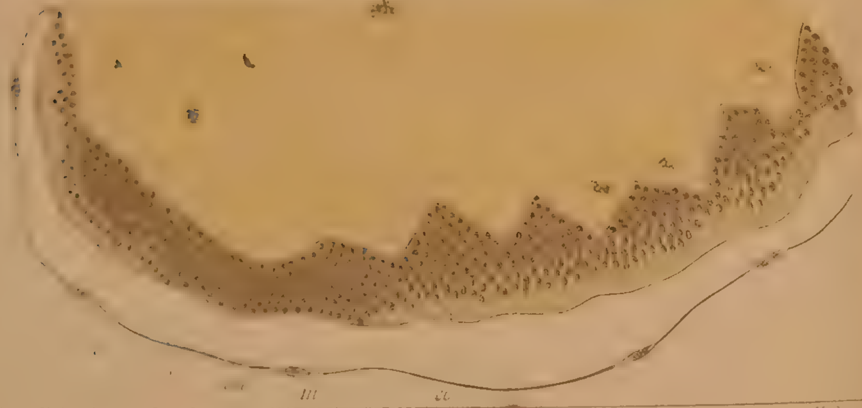

23.
vnl
sp
bl
su
m
n
a
ah
a
st


26
su
dz
vnl
bl
m
n
ga
a
ah
cc
st

19

20.

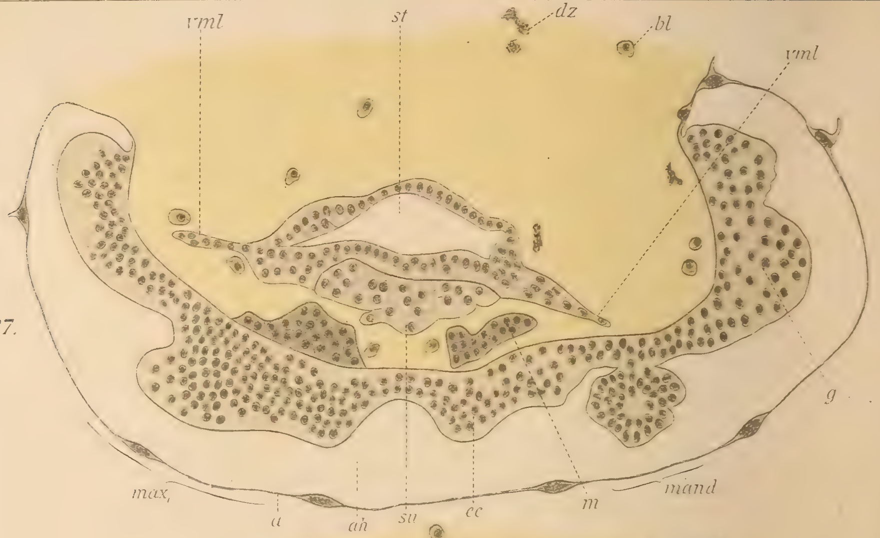
25.
dz
bl
zf
m
st
su
cc
a
ah


21

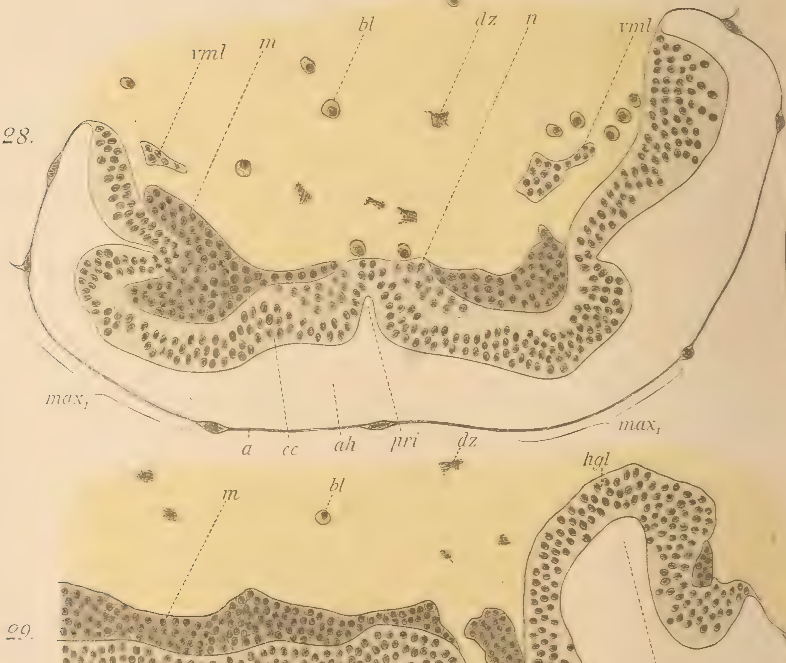
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

27.

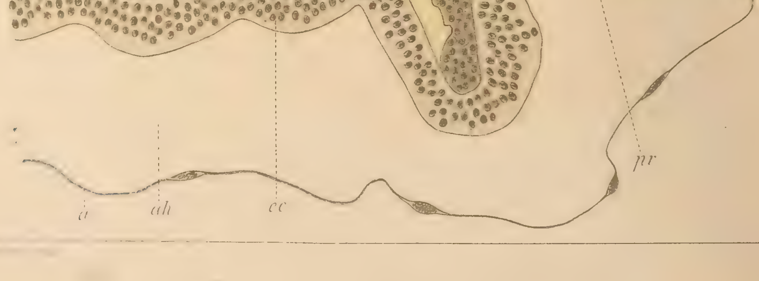

vml
st
dz
bl
vml
g
max₁
a
ah
su
cc
m
mand

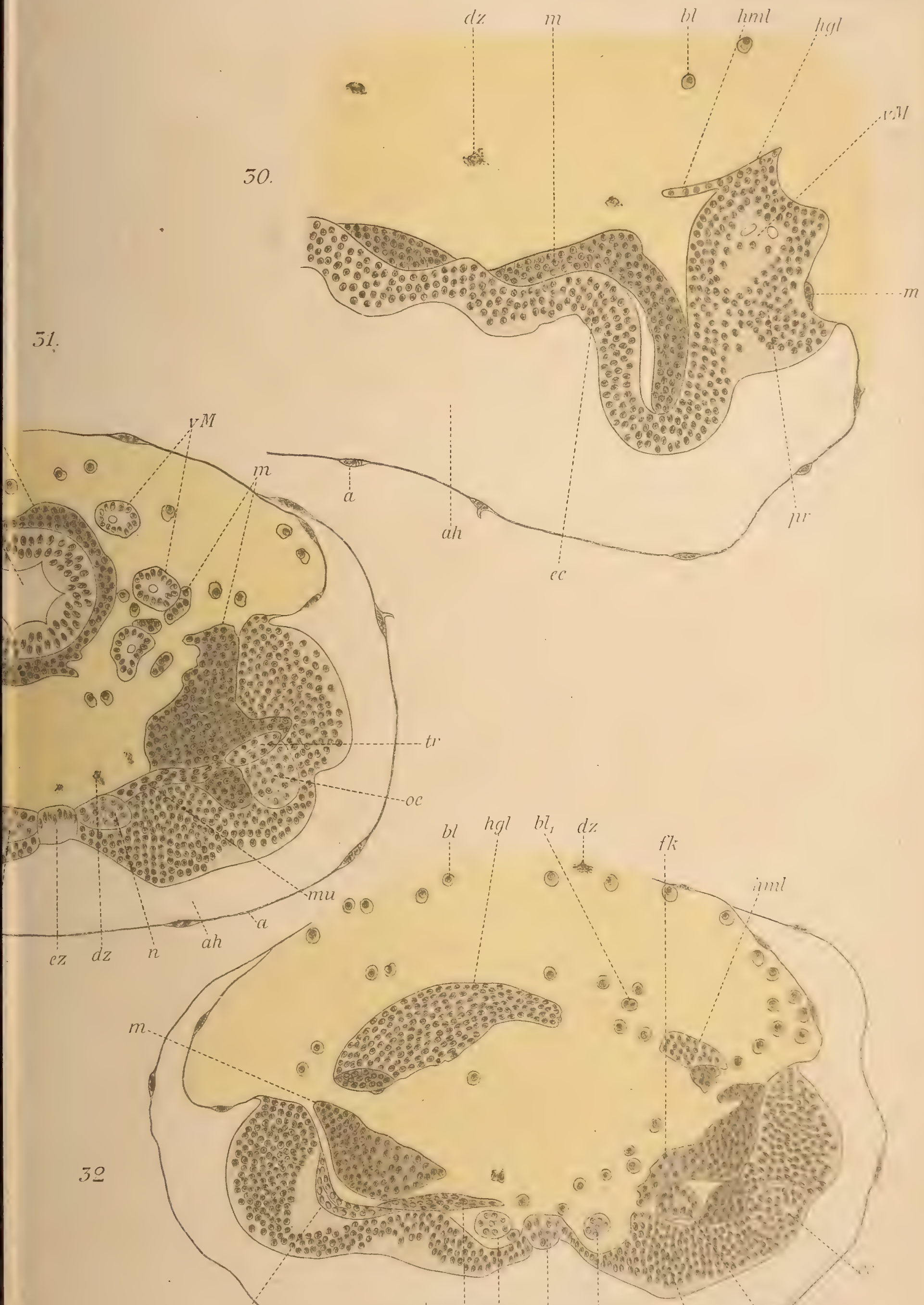
28.


bl
dz
n
vml
m
vml
max₁
a
cc
ah
pri
max₁

m
ec

29.


dz
hgl
m
bl
pr
a
ah
cc



30.

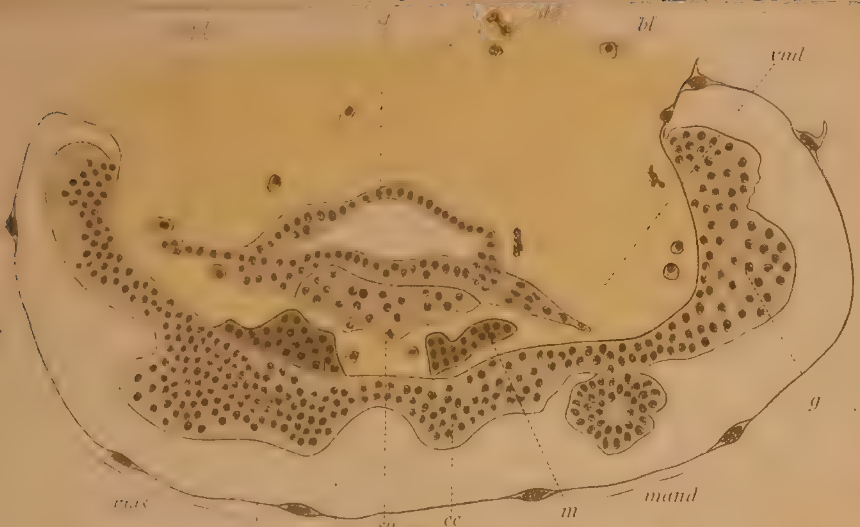
31.

32

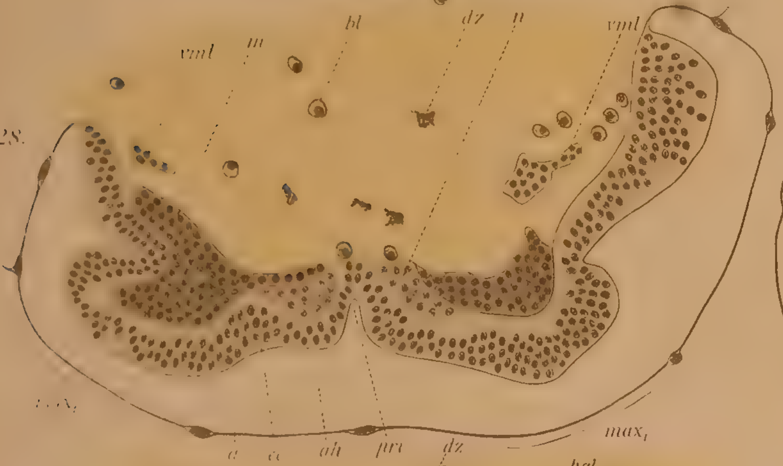
dz
m
bl
hml
hgl
vM
m
pr
ec
ah
a
vM
m
tr
oc
mu
a
ah
n
dz
ez
bl
hgl
bl_1
dz
fk
hml
m
tr
a
ah
mu
n
cz
n
ec
mu

Leipzig

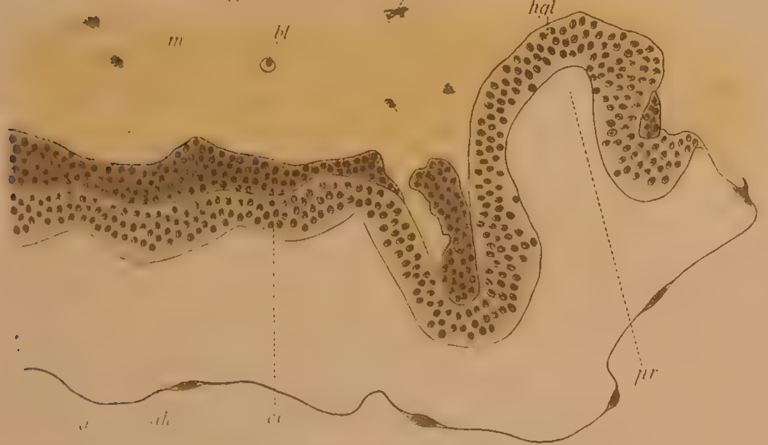
27.


sl
bl
vml
g
mx
a
ah
su
cc
m
mand

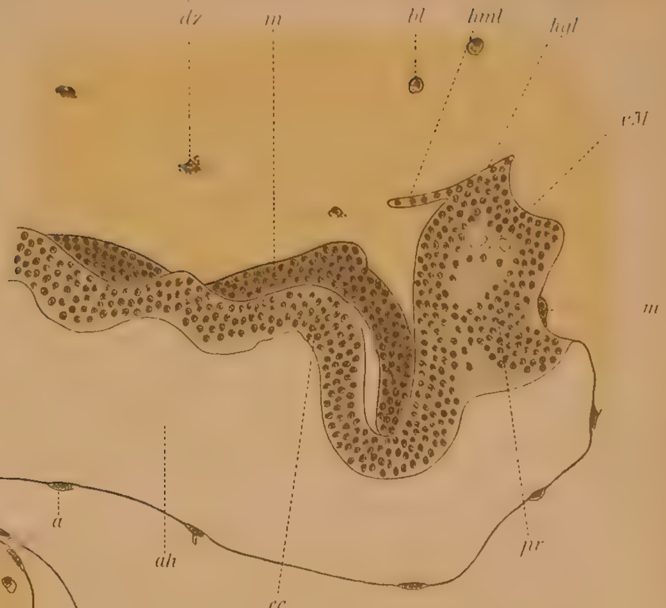
28.


vml
m
bl
dz
n
vml
max_1
a
c
ah
pri
dz
max_1

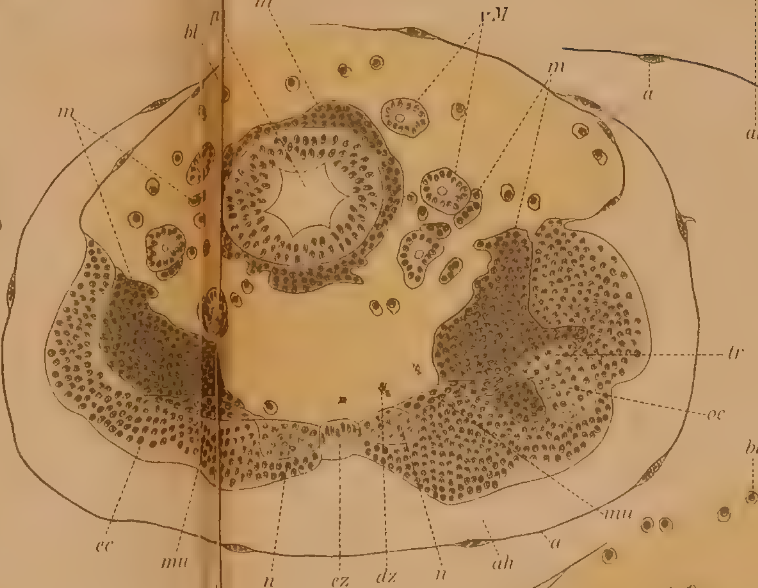
29.


m
bl
hgl
pr
a
ah
cc

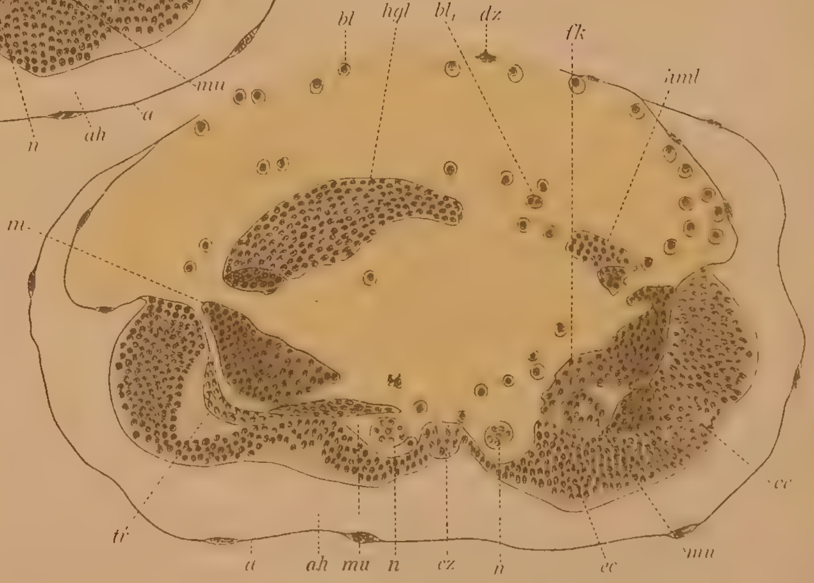
30.

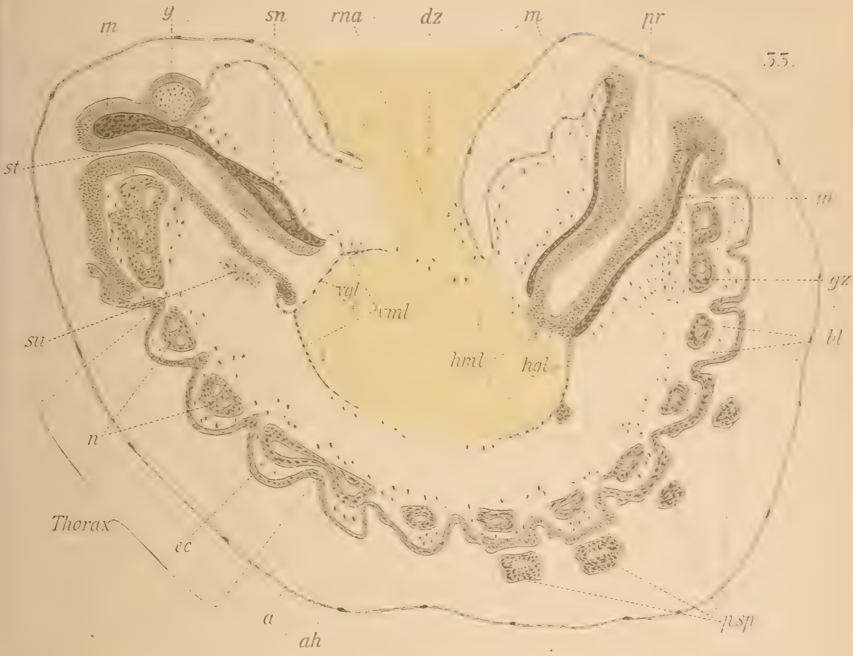

dz
m
bl
hml
hgl
vM
m
a
ah
cc
pr

31.

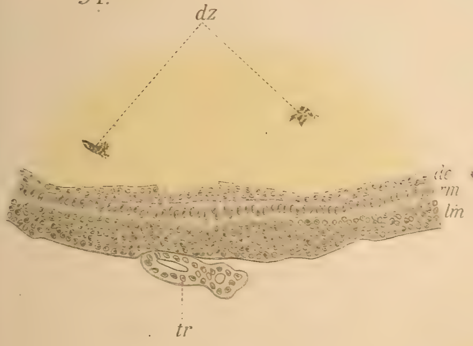

m
bl
p
m
vM
m
m
tr
oc
mu
a
ah
n
dz
cz
n
mu
cc

32.

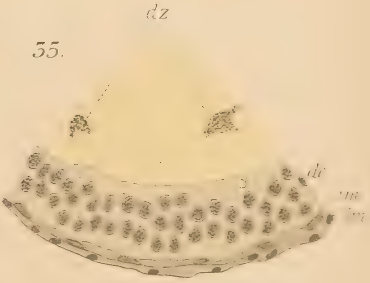

bl
hgl
bl_1
dz
fk
aml
m
tr
cc
a
ah
mu
n
cz
n
cc
mu


33.
m
g
sn
rna
dz
m
pr
st
m
gz
bl
su
vgl
?vml
hml
hgl
n
Thorax
ec
a
ah
psp

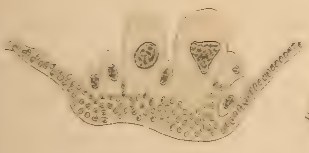
34.


dz
dc
rm
lm
tr

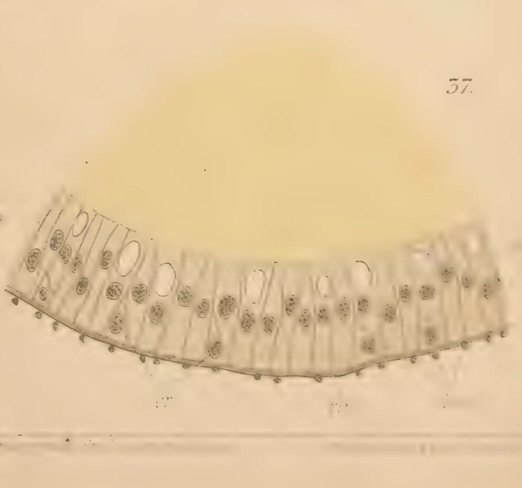
35.


dz
dc
rm
lm

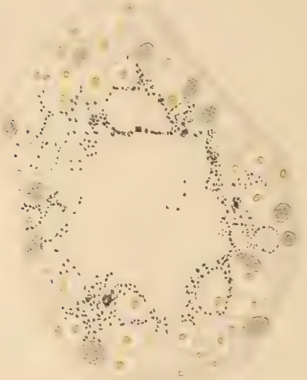
36.



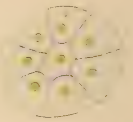
37.

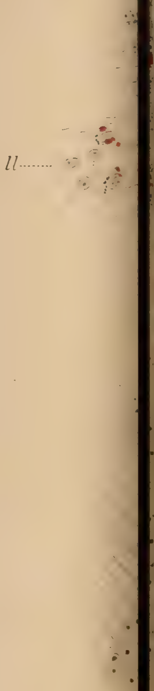


2.

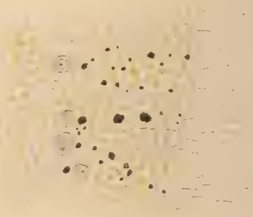


1.

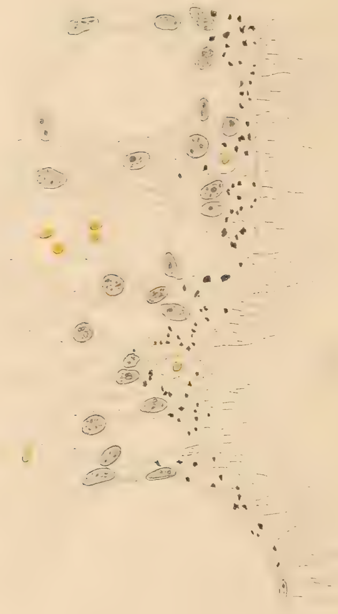




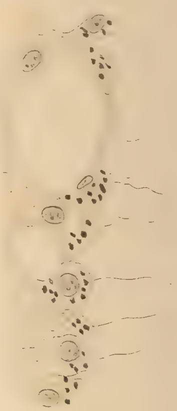
4.



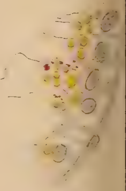
3.



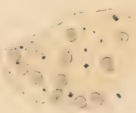
5.



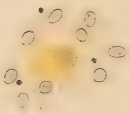
10.

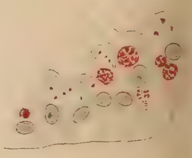


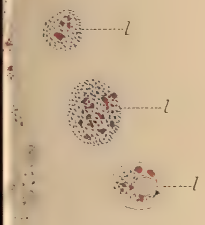
6.



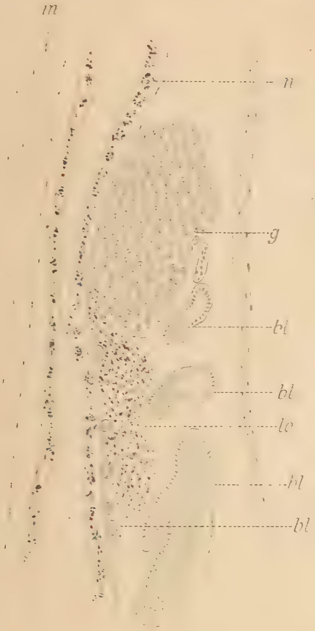
7.





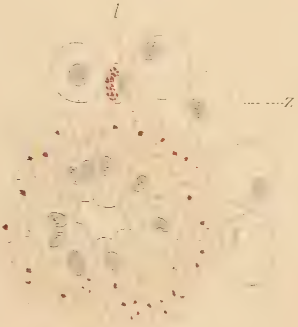


8.

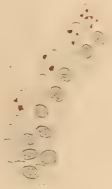

m
n
g
bl
bl
lc
bl
bl

15.

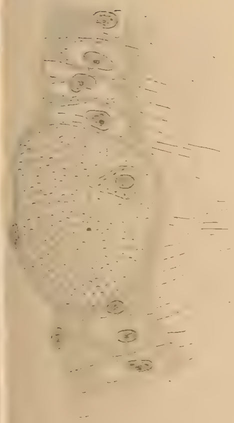
14.



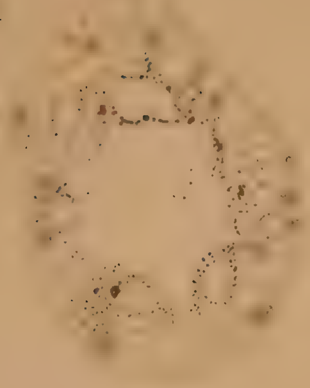
16.



12.



13.



1

4

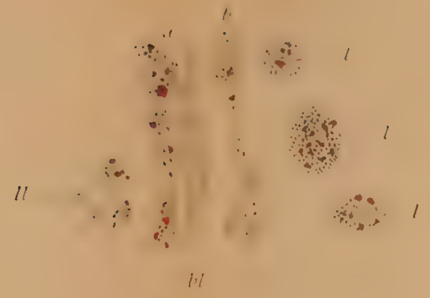
3

5

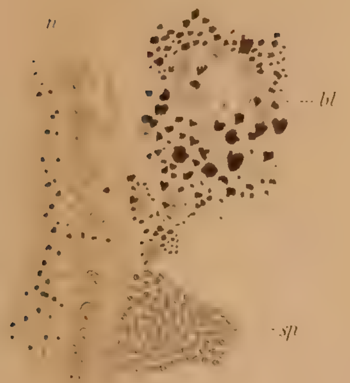
6

7.

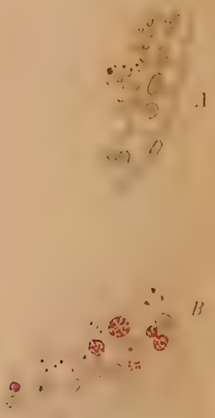
9.



11



10.



12.

8.

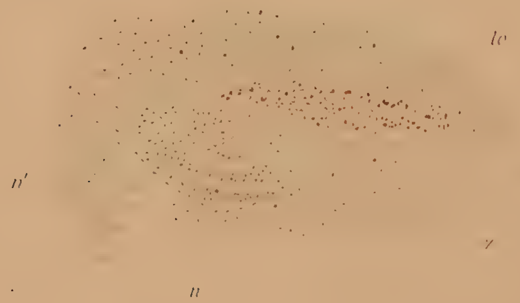
n
g
bl
bl
le
bl
bl

13

16.

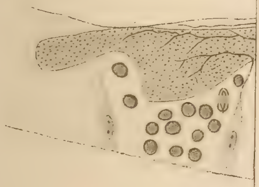
14

15.



Fi

Fig.



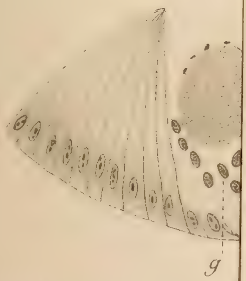


Fig. 1

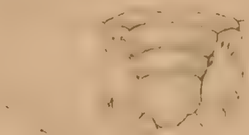


Fig. 2

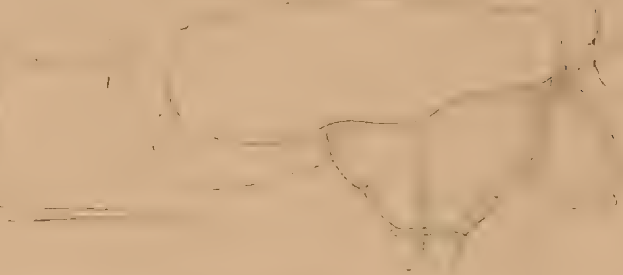


Fig. 3

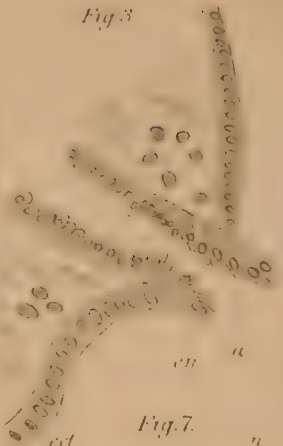


Fig. 4

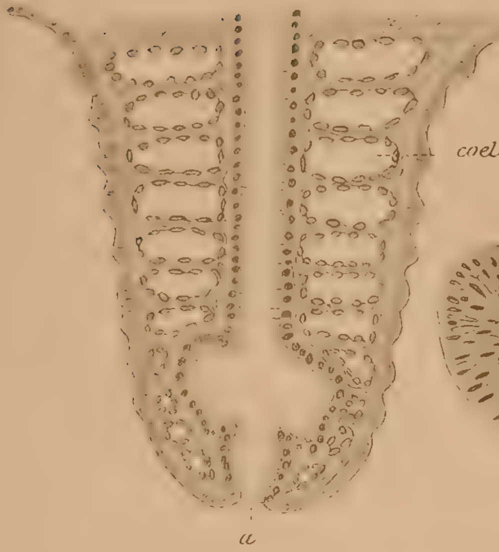


Fig. 5

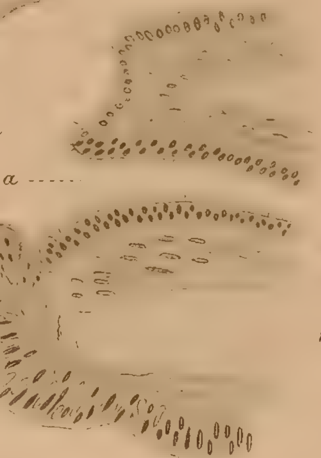


Fig. 6

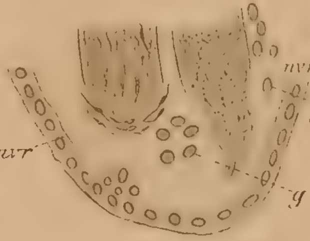


Fig. 7

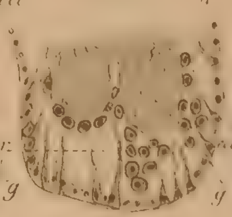

ect
n
nvr
ect
g
g

Fig. 8

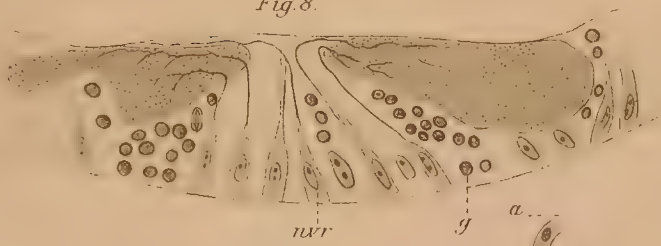


Fig. 9

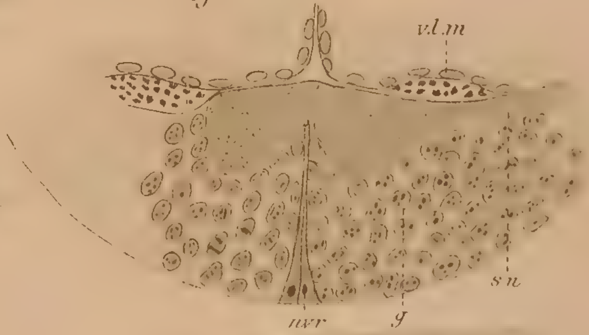


Fig. 10

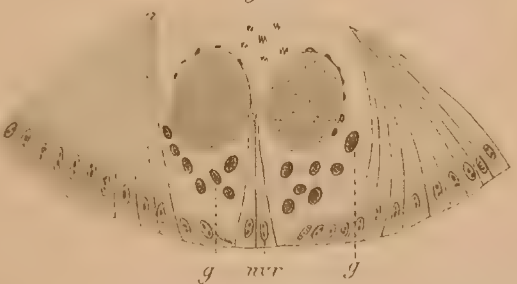
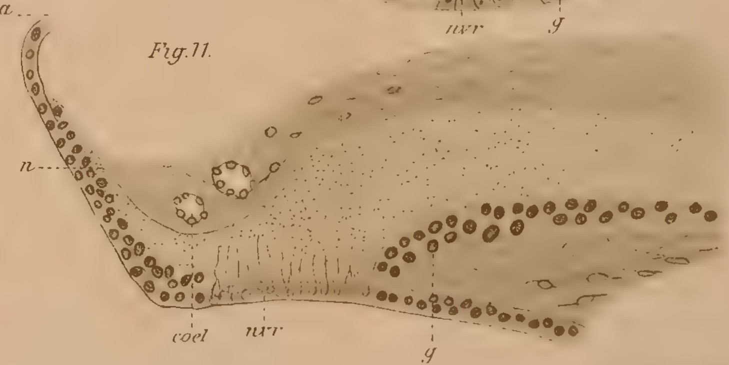


Fig. 11


a
n
coel
nvr
g

Wilhelm Engelmann

Fig. 12.

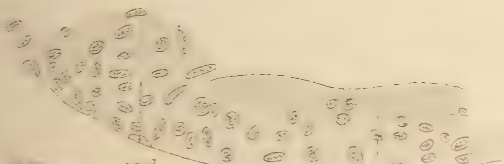


Fig. 13.

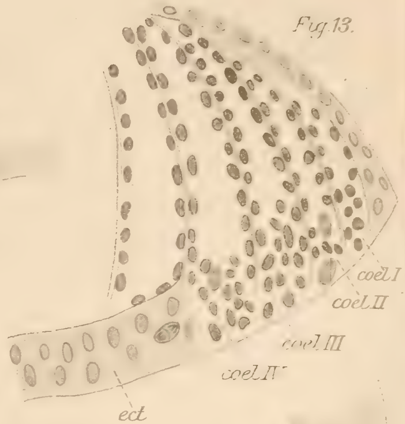

coel I
coel II
coel III
coel IV
ect

Fig. 14.

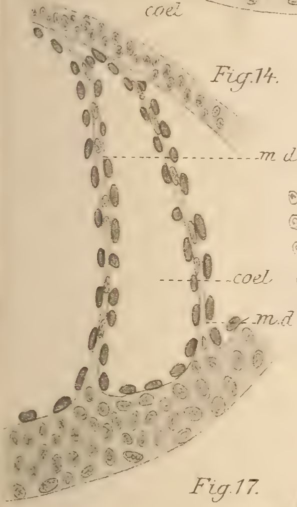


Fig. 15.

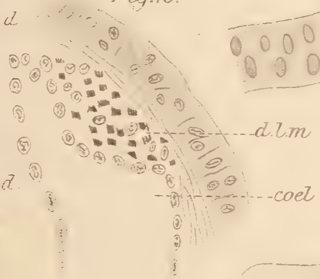


Fig. 16.

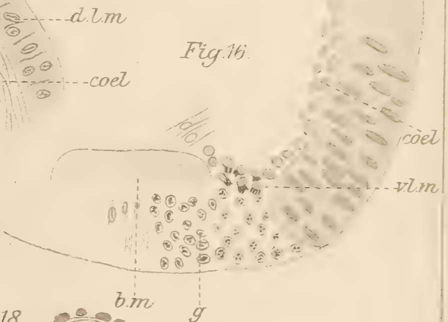

coel
vl.m
b.m
g

Fig. 17.

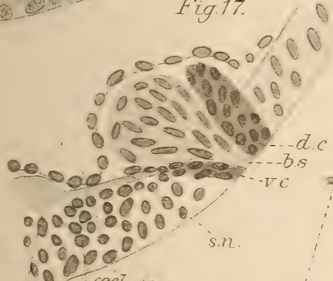

d.c
b.s
v.c
s.n.
coel
g
b m

Fig. 18.

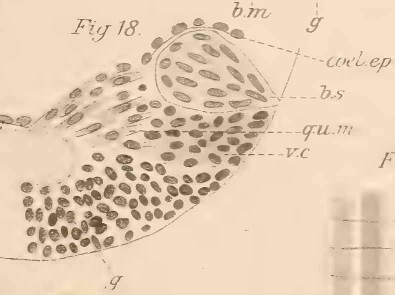

coel.ep
b.s
qu.m
v.c
coel ep
g

Fig. 21.

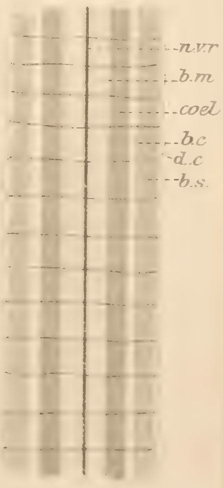

n.v.r
b.m
coel
b.c
d.c
b.s.

Fig. 19.

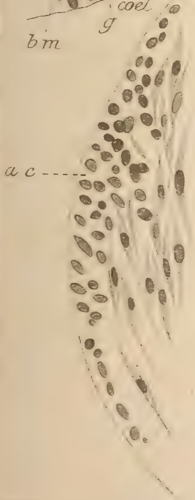
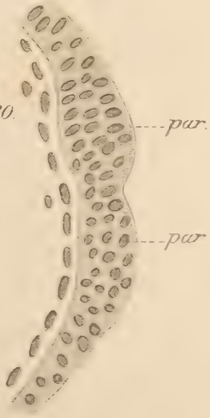


Fig. 20.



v. Wilhelm Engelmann

Fig. 1a

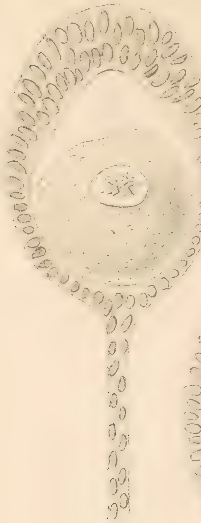


Fig. 1b

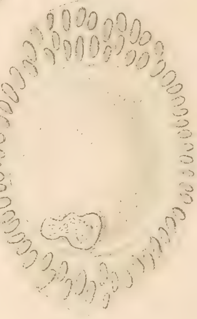
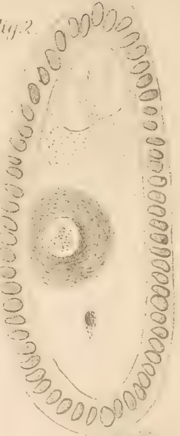


Fig. 2.



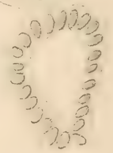


Fig. 3.

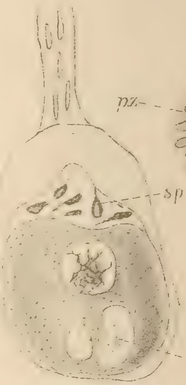
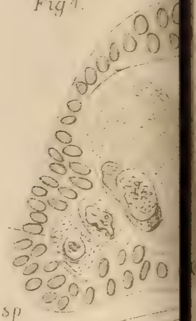


Fig. 4.



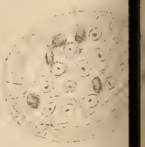


Fig. 8.

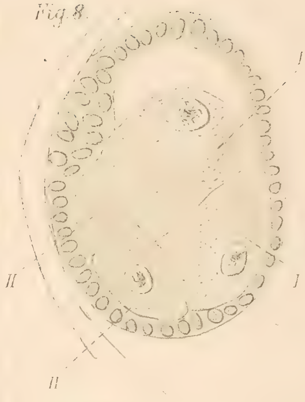


Fig. 9.

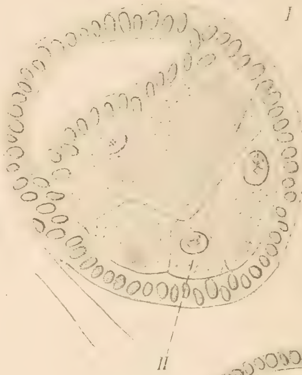


Fig. 10a

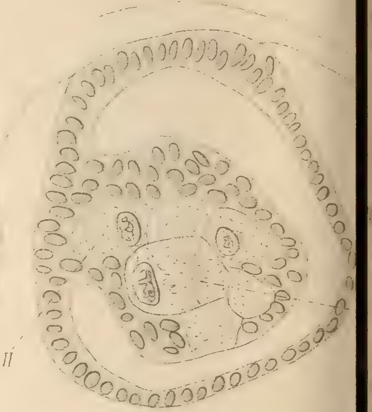


Fig. 12.

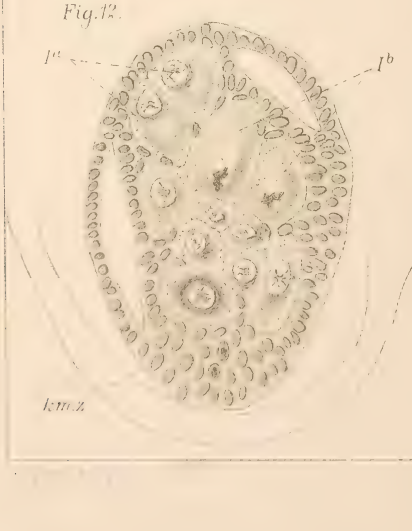


Fig. 13.

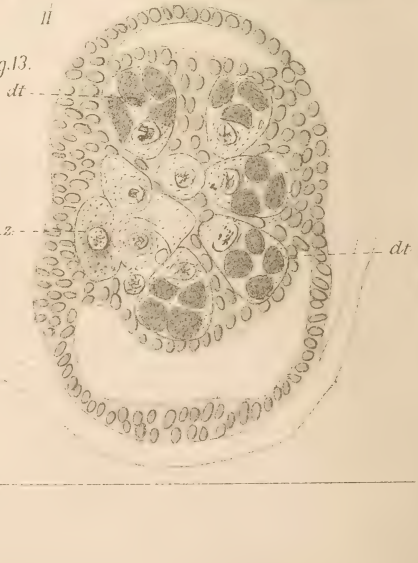
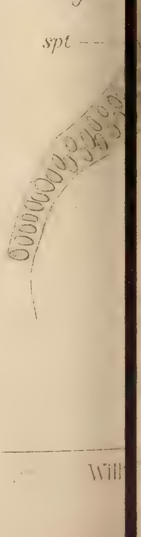


Fig. 14.



Will

Fig.5.

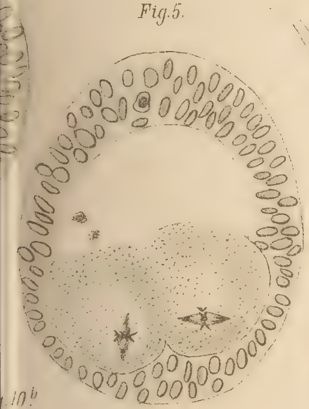


Fig.6.

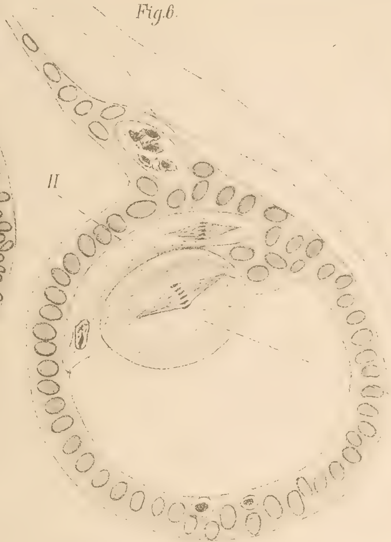
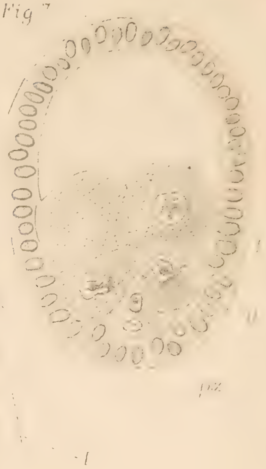


Fig. 7



.10b

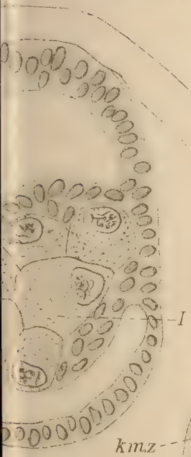


Fig.10c

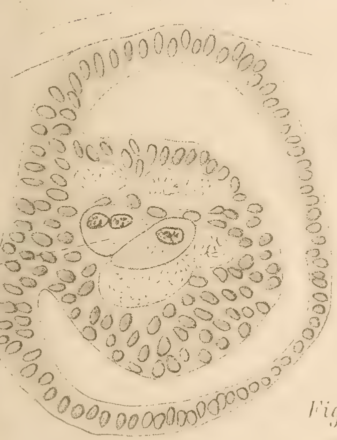
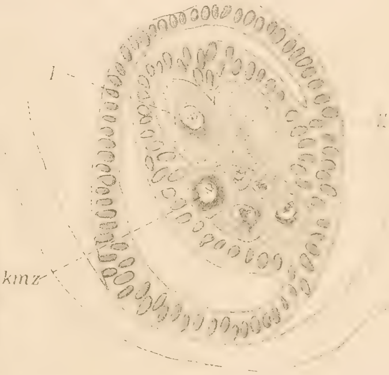


Fig.11.



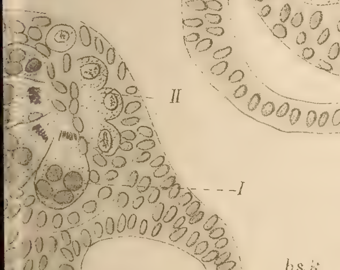


Fig.15.

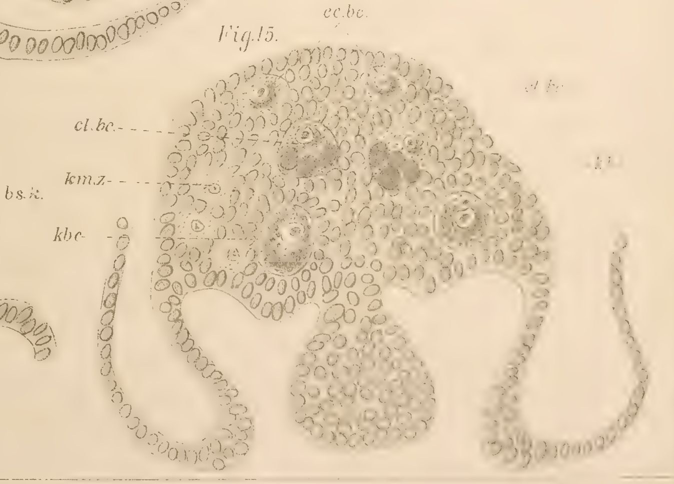

ec.bc.
cl.bc.
km.z.
bs.k.
kbc
cl.bc.
k.b.

Fig. 1a

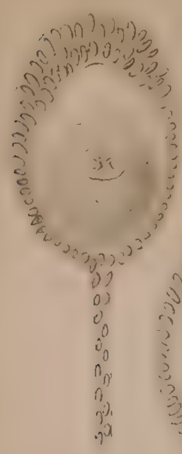


Fig. 1b

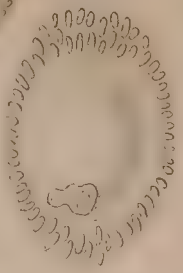


Fig. 2

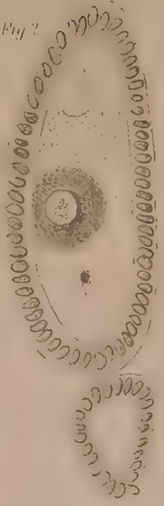
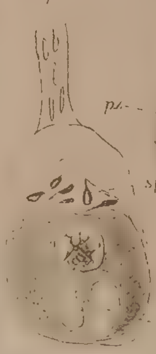


Fig. 3



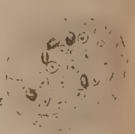


Fig. 4

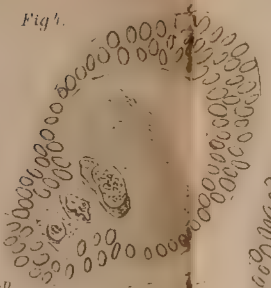


Fig. 5

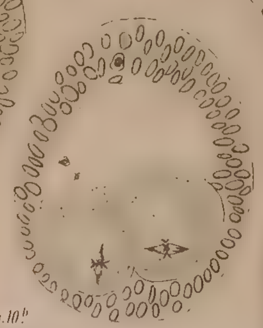


Fig. 6

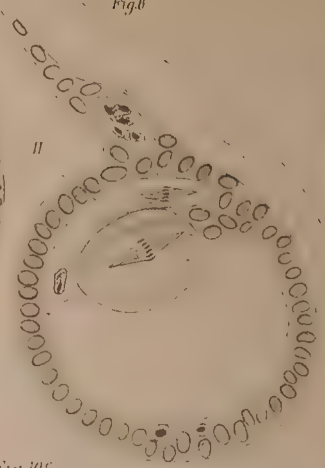


Fig. 7

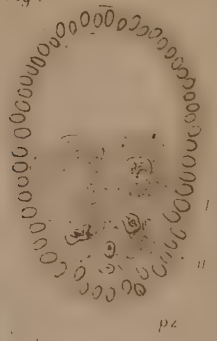


Fig. 8

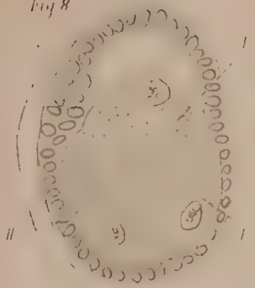


Fig. 9

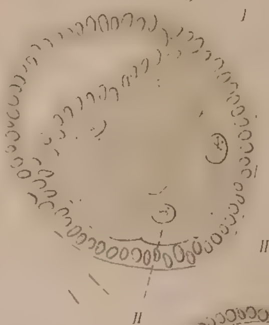


Fig. 10a

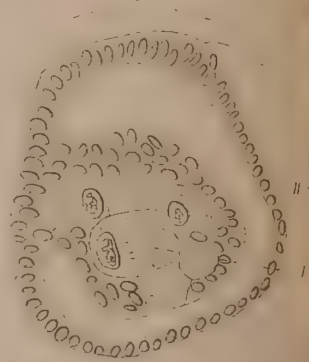


Fig. 10b

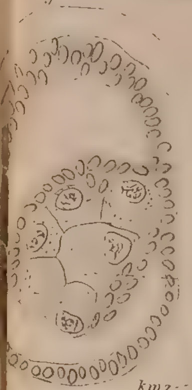


Fig. 10c

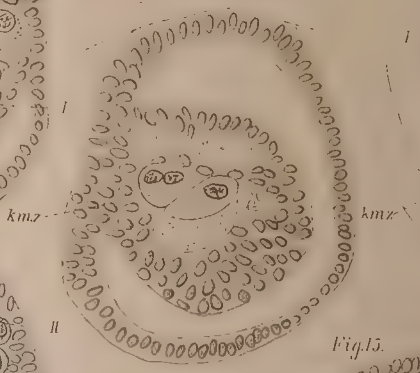


Fig. 11

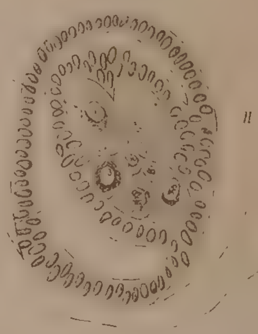


Fig. 12

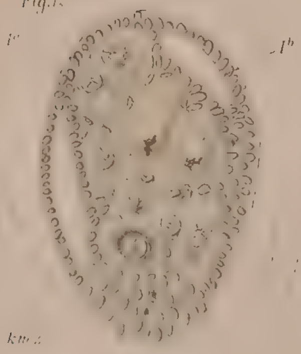


Fig. 13

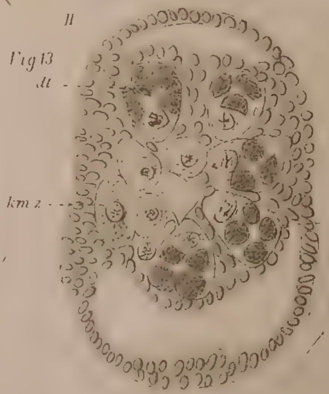


Fig. 14

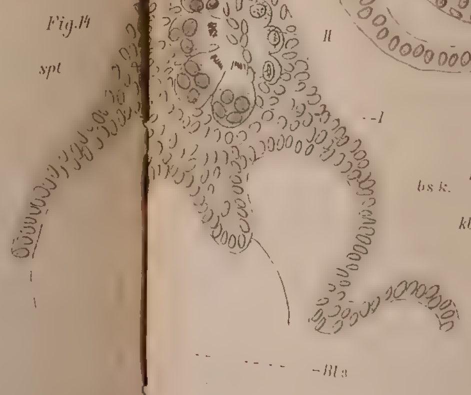

spt
dt
II
I
Bl z

Fig. 15

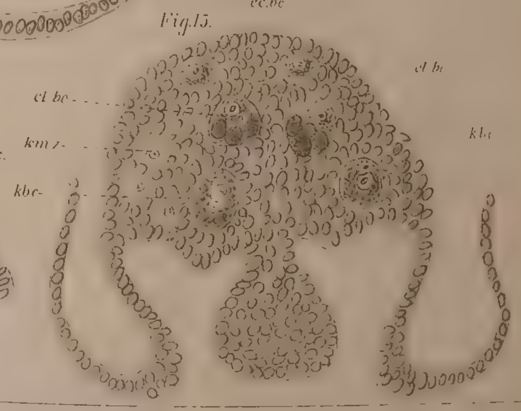

ec.bc
el bc
el bc
km z
bs k.
kbc
kbc

Fig. 16.

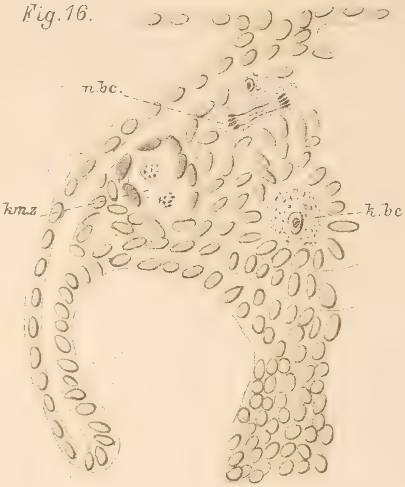


Fig. 17.

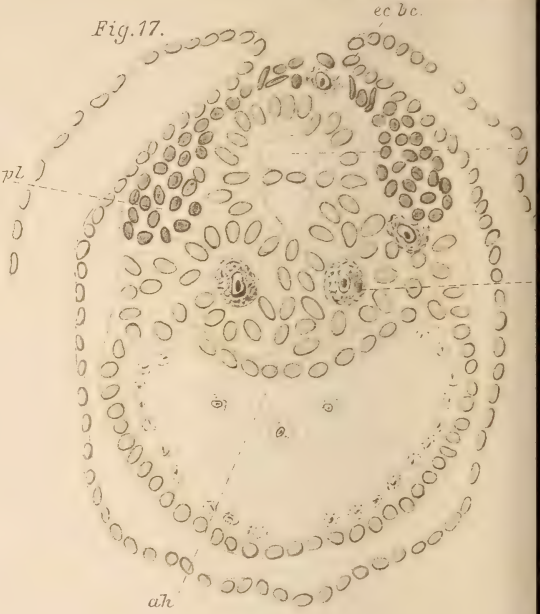


Fig. 20.

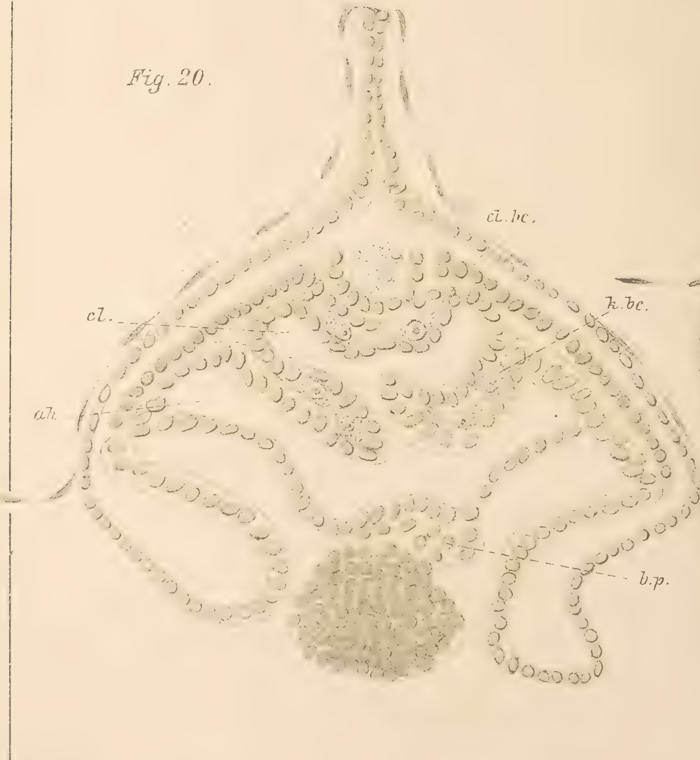
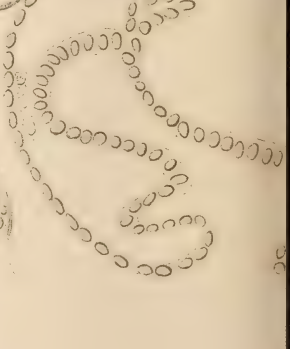

cl.bc.
cl.
k.bc.
ah.
b.p.

Fig. 21.



jez.

Fig. 18.

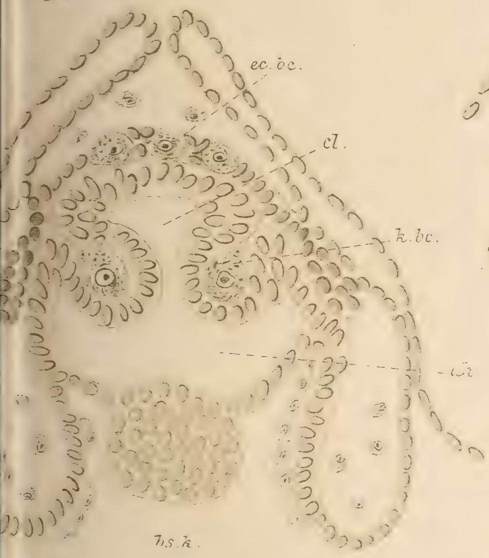
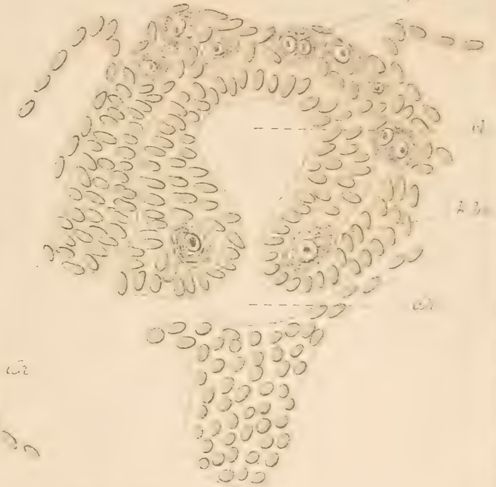

ec.bc.
cl.
k.bc.
ch.
h.s.k.

Fig. 19.


n.bc.
ec.bc.
cl.
k.bc.
ch.

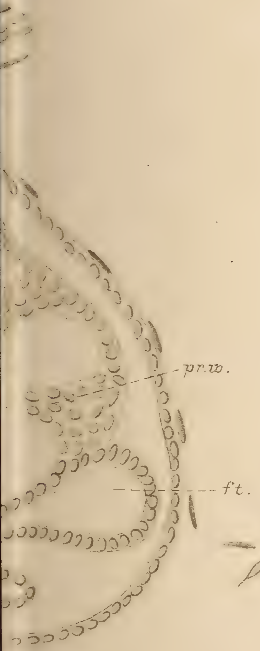


Fig. 22.

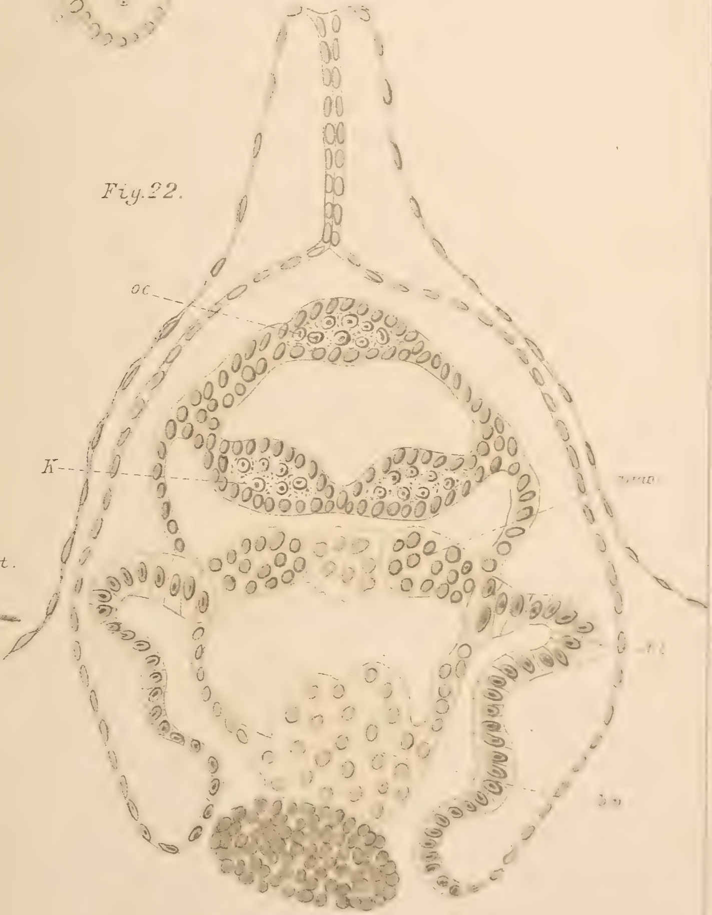


Fig. 16.

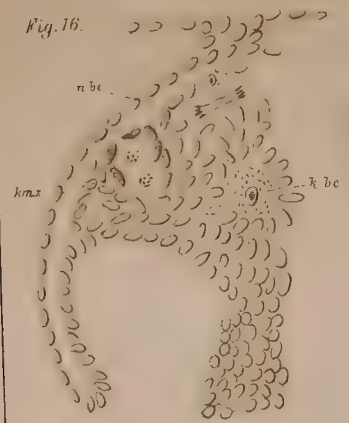


Fig. 17.

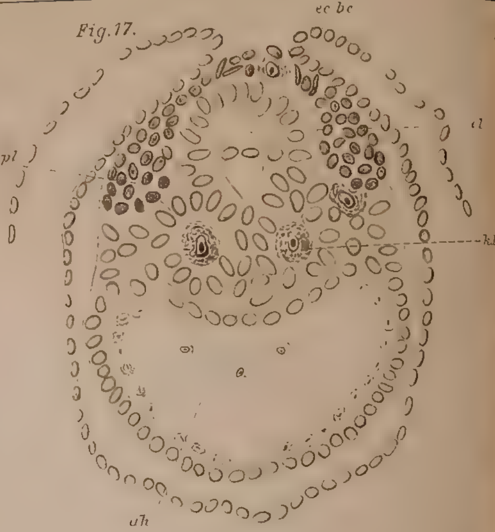

ec bc
cl
pl
k bc
ah

Fig. 18.

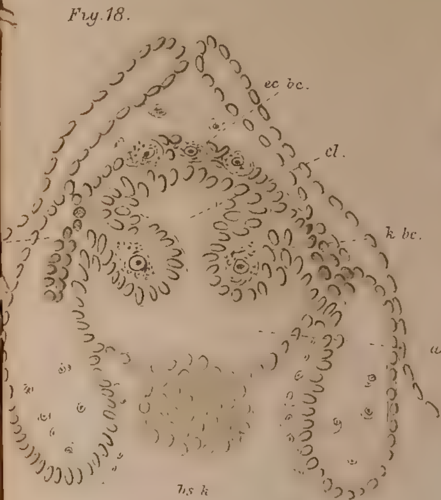

ec bc.
cl.
k bc.
ah
hs k

Fig. 19.

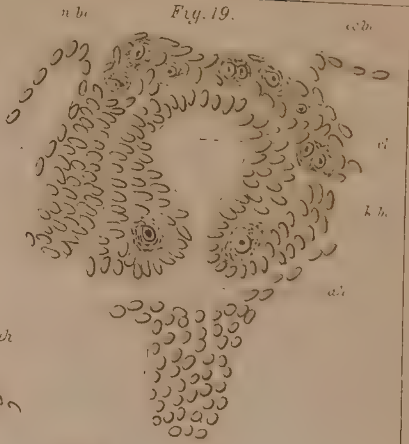

n bc
ec bc
cl
k bc
ah

Fig. 20

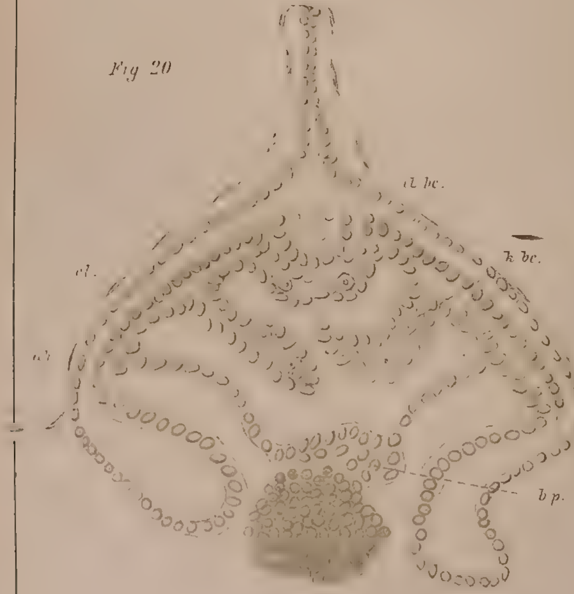

cl bc.
k bc.
cl.
ah
b p.

Fig. 21.

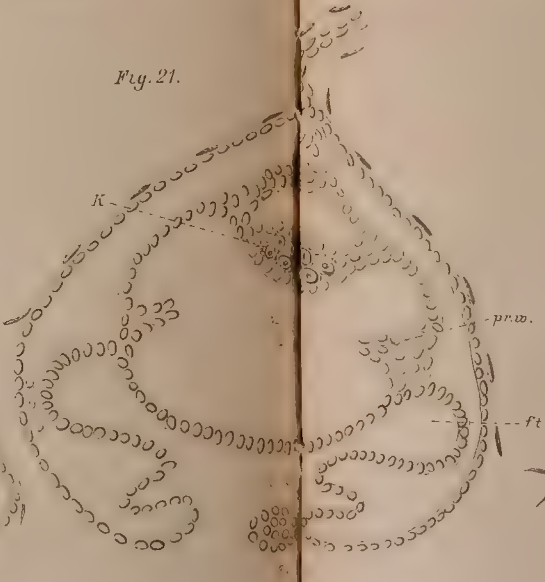


Fig. 22.

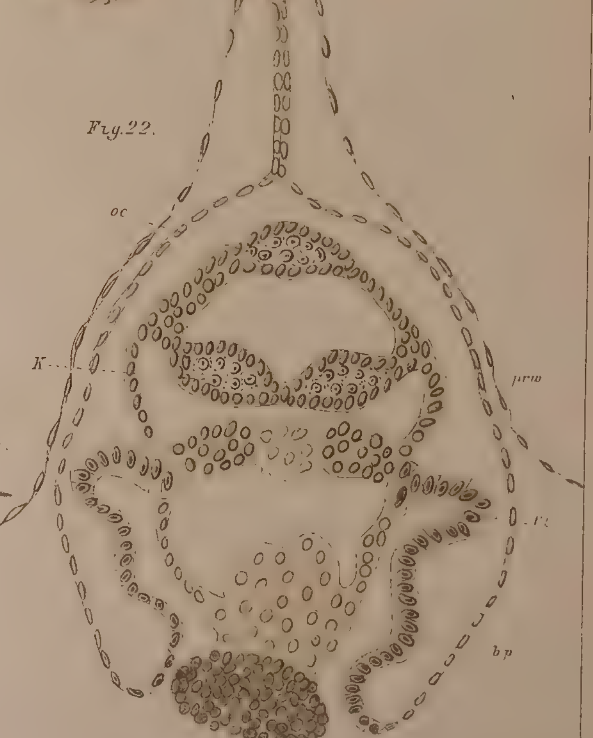

oc
K
prw
ft
b p

Fig. 23. $\frac{480}{1}$.

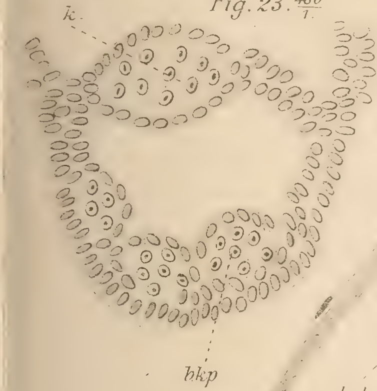


Fig. 24. $\frac{350}{1}$.

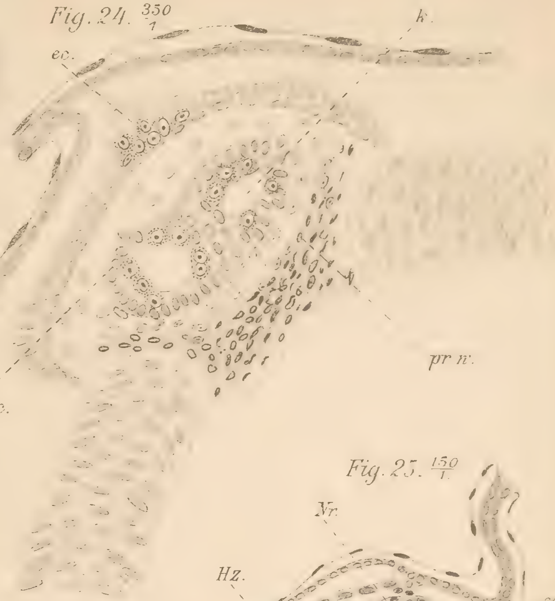


Fig. 25. $\frac{150}{1}$.

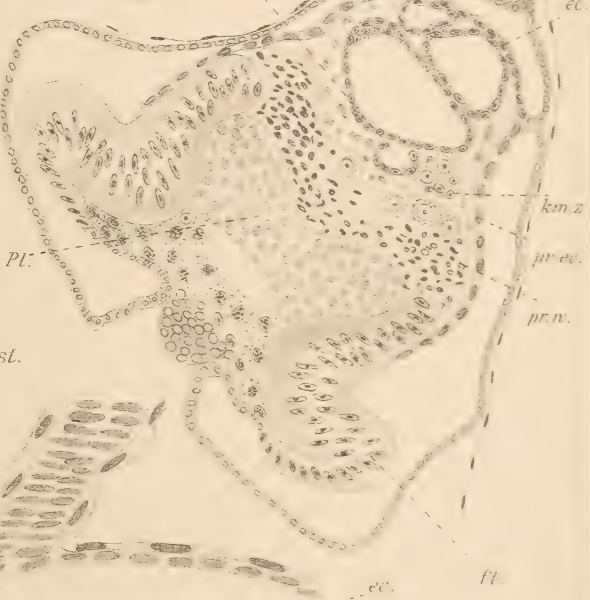

Nr.
Hz.
ec.
km. z.
pr. ec.
pr. n.
Pl.
ft.

Fig. 26. $\frac{450}{1}$.

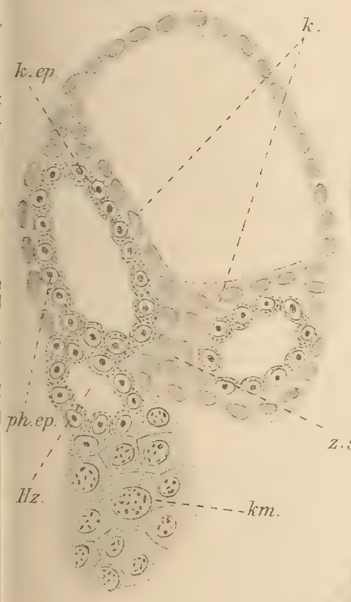
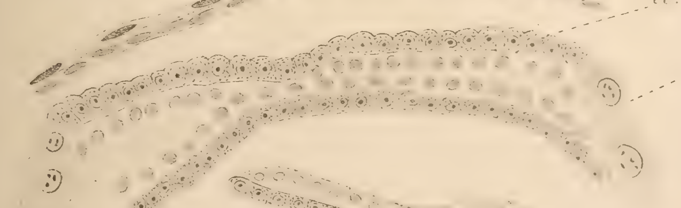

k. ep.
k.
ph. ep.
Hz.
z. st.
km.

Fig. 27. $\frac{400}{1}$.



Korotneff gez.

Wilhelm Engelmann

185348

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet
von
Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**
Professor a. d. Universität zu Würzburg
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Sechsundsechzigster Band

Erstes Heft

Mit 11 Tafeln und 2 Figuren im Text.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1899.

Ausgegeben den 6. Juni 1899.

Inhalt.

Seite
Beiträge zur Histologie der männlichen Geschlechtsorgane von Hirudo und Aulastomum, nebst einigen Bemerkungen zur Epithelfrage bei den Plattwürmern. Von A. Schuberg. (Mit Taf. I.) 1
The Anatomy of the Female Genital Tract of the Pupipara as observed in Melophagus ovinus. By H. S. Pratt. (With Plates II—III and 1 Fig. in Text.) 16
Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien. Von H. Männer. (Mit Taf. IV— VII.) 43
Anatomische Beiträge zur Frage von der Sekretion und Resorption in der Darmschleimhaut. Von W. Möller. (Mit Taf. VIII und IX.) . . 69
Über eigenthümliche epitheliale Gebilde (Leuchtorgane) bei Spinax niger. Von L. Johann. (Mit Tafel X—XI und 1 Fig. im Text.) 136

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Für ein auswärtiges biologisches Laboratorium wird ein

Zeichner

mikroskopischer Präparate gesucht, der bereits Übung in Arbeiten nach Schnitten hat. Probezeichnungen und Zeugnisse nebst Ansprüchen sind einzusenden an

Werner & Winter,
Lithographische Anstalt, Frankfurt a/M.,

woselbst auch nähere Auskunft ertheilt werden kann.

11873

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet
von
Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Sechsundsechzigster Band

Zweites Heft

Mit 8 Tafeln und 5 Figuren im Text.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1899.

Ausgegeben den 21. Juli 1899.

Inhalt.

Seite

Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoïden. Von P. Obst. (Mit Taf. XII—XIII und 5 Fig. im Text.) 161

Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen, insbesondere ihrer Verbindung. Von J. Schaffer. (Mit Taf. XIV und XV.) 214

Über zwei Zoantheen. Von A. R. v. Heider. (Mit Taf. XVI und XVII.) 269

Beiträge zur Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren. Von E. Zander. (Mit Taf. XVIII u. XIX.) 289

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung **Wilhelm Engelmann.** Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere
mit Berücksichtigung der Wirbellosen
von
Carl Gegenbaur.

Erster Band:
Einleitung, Skeletsystem, Muskelsystem, Nervensystem und Sinnesorgane.

Mit 617 zum Theil farbigen Figuren im Text.
gr. 8. 1898. geheftet ℳ 27.—; gebunden (in Halbfranz) ℳ 30.—.

Der **zweite Band** erscheint voraussichtlich im Laufe des Jahres 1900 und wird ein Register über beide Bände enthalten.

158181

Zeitschrift
für
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet
von
Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Sechsundsechzigster Band

Drittes Heft

Mit 15 Tafeln und 9 Figuren im Text.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1899.

Ausgegeben den 22. September 1899.

Inhalt.

Seite
Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten. Von R. W. Hoffmann. (Mit Taf. XX—XXI und 5 Fig. im Text.) 335
Zur Frage über den Bau der Herbst'schen Körperchen und die Methylenblaufixirung nach Bethe. Von A. S. Dogiel. (Mit Taf. XXII und XXIII.) 358
Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. Von B. Sukatschoff. (Mit Taf. XXIV—XXVI und 1 Fig. im Text.) . 377
Über die Entwicklung des knöcheren Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten. Von A. Goette. (Mit Taf. XXVII—XXIX und 3 Fig. im Text.) 407
Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane. Von R. S. Bergh. (Mit Taf. XXX.) 435
Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Von E. Schwartze. (Mit Taf. XXXI—XXXIV.) 450

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere
mit Berücksichtigung der Wirbellosen
von
Carl Gegenbaur.

Erster Band:
Einleitung, Skeletsystem, Muskelsystem,
Nervensystem und Sinnesorgane.

Mit 617 zum Theil farbigen Figuren im Text.
Gr. 8. 1898. Geheftet *M* 27.—; gebunden (in Halbfranz) *M* 30.—.

Der **zweite Band** erscheint voraussichtlich im Laufe des Jahres 1900 und wird ein Register über beide Bände enthalten.

166547

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Sechsundsechzigster Band

Viertes Heft

Mit 6 Tafeln und 19 zum Theile zweifarbigen Figuren im Text.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1899.

Ausgegeben den 20. October 1899.

Inhalt.

Seite

Über Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden. Von G. Schneider. (Mit Taf. XXXV.) 497

Über die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien. Von P. Bachmetjew. (Mit 5 Fig. im Text.) 521

Aus dem Gebiete der Regeneration. Von E. Schultz. (Mit Taf. XXXVI und XXXVII.) 605

Zur Embryologie von Salpa maxima africana. Von A. Korotneff. (Mit Taf. XXXVIII— XL.) 625

Über die kleinen Rindenzellen des Kleinhirns. Von B. Eide. (Mit 14 Fig. im Text.) 637

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung	Die Herausgeber
Wilhelm Engelmann.	**v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Soeben erschien:

Erinnerungen aus meinem Leben

von

A. Kölliker.

Mit 7 Vollbildern, 10 Textfiguren und dem Portrait des Verfassers in Heliogravüre.

gr. 8. Geh. *M* 9.—; in Leinen geb. *M* 10.60.

THE LIBRARY
SMITHSONIAN INSTITUTION
FOR THE INCREASE AND DIFFUSION OF KNOWLEDGE AMONG MEN
SMITHSONIAN INSTITUTION
WASHINGTON 1846

THE LIBRARY SMITHSONIAN INSTITUTION

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01316 6111